Vergleichende Untersuchungen über die Wurzeltracht forstlicher Kleinpflanzen.

Wissenschaftliche Abhandlung

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

Staatswirtschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

Vorgelegt von

Rudolf Hoffmann

Regierungsforstrat

GIESSEN 1939

Buchdruckerei Eduard Seibert, Gießen.

Vergleichende Untersuchungen über die Wurzeltracht forstlicher Kleinpflanzen.

Wissenschaftliche Abhandlung

zur

Erlangung der Doktorwürde

an der

Staatswirtschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

München

Vorgelegt von

Rudolf Hoffmann

Regierungsforstrat

GIESSEN 1939

Buchdruckerei Eduard Seibert, Gießen.

Berichterstatter:
Geheimrat Professor Dr. Fabricius

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhalt

I. Einleitung 1
II. Der ungestörte Aufbau der Wurzeltracht 4
A. Die Hauptwurzel 4
B. Die Seitenwurzeln 1. Ordnung 18
C. Die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung 39
III. Der gestörte Aufbau der Wurzeltracht 40
A. Die Folgen von Verletzungen 41
B. Die Folgen von Lageänderungen 61
C. Die Folgen von Wachstumshemmungen durch Bodenwiderstand 70
D. Die Folgen von Aenderungen der Wuchsrichtung . . 75
IV. Schluß 78
V. Verzeichnis der benutzten Schriften 79
VI. Verzeichnis der Abbildungen 82
VII. Abbildungen.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit
verdanke ich Herrn Geheimrat Professor Dr. Fabricius.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554006_0047

I. Einleitung.

„ . . . . die Forstbotanik ist das Fundament der Waldwirtschaft . . . . (1)".

Die folgenden Untersuchungen über den Aufbau der Wurzeltracht forstlicher Kleinpflanzen beschäftigen sich nur mit den Formverhältnissen. Sie gehören daher in das Gebiet der Pflanzenmorphologie.

Diese betrachtet, nach den Ausführungen von Goebel (2), die Formen des Pflanzenkörpers und seiner Teile sowohl für sich allein indem sie diese nach äußeren Merkmalen beschreibt (formale Morphologie), als auch in Hinblick auf die Bedingungen und Ursachen ihrer Entstehung (kausale Morphologie). Nach beiden Richtungen soll in dieser Arbeit der Aufbau des Wurzelnetzes dargelegt werden.

Die Wurzeltracht einer Pflanze wird bestimmt durch ihre Arteigentümlichkeiten, die durch die Einwirkungen der Umwelt in mannigfaltigster Weise beeinflußt werden. Jeder Untersuchung des Aufbaues eines Wurzelnetzes muß also die Klarlegung seiner Arteigentümlichkeiten, insbesondere seiner „inneren Gestaltungsursachen (3)" vorausgehen, weil sonst die Folgen der äußeren Einwirkungen nicht klar erkannt werden können.

In diesen Untersuchungen beschränken wir uns auf die Darlegung dieser Arteigentümlichkeiten bei der Fichte, Tanne, Kiefer, Eiche und Buche, die wir solange Kleinpflanzen nennen, als sich ihr Wurzelnetz in der Pflanzenschule und beim Verpflanzen wesentlich umgestalten läßt.

I A. Das Ziel der Untersuchungen.

Mit diesen Untersuchungen wollen wir einen Beitrag zur Kenntnis der Wurzeltracht der Waldbäume liefern und zur wissenschaftlichen Vertiefung der forstlichen Vermehrungs- und Pflanzverfahren.

Schon seit langer Zeit stockt die Entwicklung dieses wichtigen forstlichen Betriebszweiges, weil man sich fast ausschließlich auf die Verbesserung der Saat- und Pflanztätigkeit beschränkte. Man entwickelte, wie Reuß schon vor vielen Jahren sagte, „alle möglichen und unmöglichen Methoden und Geräthe, deren Reihen in wechselseitigem Erfindungsdrang noch heute mit Ausdauer und Erfolg ergänzt und vervollständigt werden (4)".

Die den einzelnen Pflanzenarten eigentümlichen Wachstumsgesetze aber wurden kaum beachtet und erforscht. Die meisten Forstleute sind noch heute der Ansicht Th. Hartigs: „An jedem Punkt der Oberfläche einer Mutterwurzel können Tochterwurzeln hervorbrechen, die Orte, wo dies geschieht sind durchaus unbestimmt (5)".

Auch in Hinblick auf zwei neuere Veröffentlichungen über die Bewurzelung der Waldbäume (6, 7), muß das Ziel dieser Arbeit, durch Untersuchung der forstlichen Kleinpflanzen einen Beitrag zur Kenntnis der Wurzeltrachten liefern zu wollen, besonders betont werden. Denn die Erforschung einer Wurzeltracht muß, wie die folgenden Untersuchungen zeigen werden, mit der Keimung beginnen und den räumlichen Aufbau im Anhalt an das fortschreitende Wachstum verfolgen. Nur dadurch wird es möglich, das, was die Untersuchung der Bewurzelung alter Bäume an Formen und Gestaltungsverhältnissen vorfindet, als einen durch den Boden und die Wirtschaftsmaßnahmen beeinflußten Entwicklungszustand der Wurzeltracht zu erkennen und somit die Folgen der Arteigentümlichkeiten von den Folgen der äußeren Einwirkungen zu trennen.

I B. Die forstliche Wurzelforschung.

1878 schrieb Th. Hartig: „Uebrigens steht unsere Bekanntschaft mit den Arteigentümlichkeiten der Wurzelbildung noch in den Kinderschuhen. Es fehlen alle vergleichenden Untersuchungen (5)". Nahezu 50 Jahre später, im Jahre 1926 schrieb Liese: „Unsere Kenntnis über das Wurzelsystem der Waldbäume ist trotz verschiedener Arbeiten noch sehr gering und kann nicht als Grundlage für die Praxis angesehen werden (8)".

Diese beiden Sätze kennzeichnen treffend den Stand und Stillstand der forstlichen Wurzelforschung.

Die Annahme liegt nahe und wurde wiederholt ausgesprochen, daß die Ursache dieses Stillstands in der Schwierigkeit der Beobachtung zu suchen sei.

Beim Lesen des forstlichen Schrifttums kommt man aber zu der Ueberzeugung, daß andere, und zwar schwerwiegendere Gründe, die Entwicklung der Lehre vom Aufbau der Bewurzelung gehemmt haben.

Ohne zuerst die Arteigentümlichkeiten einer Wurzel erforscht zu haben, bemühte man sich die Einwirkungen des Standorts zu ergründen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen konnten daher nicht verallgemeinert werden und waren unter sich nicht vergleichbar.

Den meisten einschlägigen Untersuchungen wurde aber die teleologische Betrachtungsweise zum Verhängnis. Sofern man den Zweck eines beobachteten Wurzelwachstums nicht schon als bekannt voraussetzte, bemühte man sich, ihn zu ergründen. Dabei mußte man sich aber, sehr häufig unbewußt und nur selten bewußt, mit einer Vermutung begnügen.

Auch hier zeigte sich stets, „daß die Ueberzeugung von der Zweckmäßigkeit eines Vorganges dazu führen kann, die Anforderungen an den wirklichen Nachweis seiner Deutung herabzusetzen (9)" und daß, nachdem der „Zweck" des Wachstums einer Wurzel „erkannt" war, die Begleiterscheinungen nicht mehr beachtet wurden. Diese Begleiterscheinungen sind aber das einzige an einem solchen Vorgang, was der Beobachtung und Erforschung durch einen Forstmann zugänglich ist und unter Umständen im forstlichen Betriebe beeinflußt werden kann.

Zum Beweise dieser Behauptung genügt es, daß wir anführen: Wie ein Wurzelnetz durch den Verlust einer Pfahlwurzel umgestaltet wird, ist noch nicht genau beschrieben worden. Aber warum die Pfahlwurzel ersetzt wird — dafür hat jede Abhandlung eine „Erklärung".

Aus einer Veröffentlichung über die Wurzelbildung der Lärche (10) tritt sehr scharf diese, auch heute noch bei der Mehrzahl der Forstleute herrschende Denkweise hervor. Ihr Verfasser sagt: „Zur Beurteilung der Bewurzelung ist es vorerst nötig, zu wissen, welchen Zwecken sie dient". Bei Besprechung des freigelegten Wurzelwerkes einer Lärche kommt er dann zu dem Ergebnis, daß die Wurzeltracht nach gewissen „Grundsätzen" ausgebildet sei, die sich für ihn aus den unterstellten „Hauptaufgaben" des Wurzelstocks ergeben.

Dieser unklaren Festlegung des Forschungszieles möchten wir es zuschreiben, daß unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet seit Jahrzehnten fast keine Förderung erfahren haben.

Die beiden Arbeiten von Nobbe (11) und Liese (8) treten vorteilhaft hervor: Nobbe's Arbeit als Beispiel einer rein beschreibenden Untersuchung und die von Liese als Muster für das Streben in die ursächlichen Zusammenhänge einzudringen.

I C. Die Sachbehandlung.

Durch das Verschulen und Versetzen wird die Entwicklung der Wurzeltracht bei den Kleinpflanzen, wie bekannt, sehr stark beeinflußt. Diese Arbeit zerfällt daher in zwei Teile:

In eine Untersuchung der Wurzeltracht bei ungestörtem Wachstum und

in eine Untersuchung der Wurzeltracht bei gestörtem Aufbau.

Die Wurzeltrachten der einzelnen Holzarten stimmen in manchen Eigenschaften überein, in anderen dagegen weichen sie sehr wesentlich von einander ab. Daher empfiehlt es sich, den Stoff nach morphologischen Gesichtspunkten zu gliedern.

Weil ähnliche Untersuchungen, die als bekannt vorausgesetzt werden dürfen, fast vollständig fehlen (Ausnahme 8) und Hinweis auf folgende Ausführungen nach Möglichkeit vermieden werden sollen, treten die praktischen Gesichtspunkte im ersten Teil dieser Arbeit oft nicht scharf genug hervor.

Um den Plan, nach dem diese Untersuchungen durchgeführt wurden, klar hervortreten zu lassen, haben wir die Gliederung der einzelnen Abschnitte und Unterabschnitte in der Einleitung des übergeordneten Abschnitts entwickelt.

Von der üblichen Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse haben wir abgesehen. Zu einer noch schärferen Zusammenfassung als sie die vergleichende Darstellung bringt, reichen unsere Beobachtungen nicht aus.

Wir umgehen alle Erörterungen über die Beziehungen zwischen den aufgefundenen Gestaltungsverhältnissen und den Aufgaben — Funktionen — der einzelnen Wurzeln. Dies zu untersuchen ist Sache der Organographie (12).

Die mitgeteilten Zahlen über die Häufigkeit einer bestimmten Wurzelform oder — Ausbildung geben nur einen Einblick in die zufällig vorgefundenen Verhältnisse.

II. Der ungestörte Aufbau der Wurzeltracht.

Die Wurzeltracht wird von der Hauptwurzel und deren Abzweigungen aller Grade gebildet.

Ihrer Beschreibung als Ganzes muß die Untersuchung der einzelnen Glieder vorausgehen.

Die Wurzelhaarzone und ihr Anteil an der Außenfläche der verschiedenen Wurzelarten kann in der vorliegenden Abhandlung nicht beschrieben werden.

Der erste Teil dieser Arbeit zerfällt daher in eine Beschreibung:

A. Der Hauptwurzel
B. der Seitenwurzeln 1. Ordnung und
C. der Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung.

II A. Die Hauptwurzel.

Nach Beginn der Keimung durchbricht die Wurzel des Vorkeims die Samenschale und wächst lotrecht in die Tiefe. Diese Wurzel wird Hauptwurzel genannt. Solange die Pflanze als Keimling bezeichnet wird, heißt sie auch Keimwurzel.

Die Wurzeln unserer Holzpflanzen verzweigen sich durch seitliche Auswüchse (monopodial).

Die Art, wie sich eine Hauptwurzel verzweigt, wird sehr wesentlich bedingt:

1. Durch ihren Gewebebau und
2. durch den Fortschritt ihrer Verholzung und ihres Längenwachstums.

II A 1. Der Gewebeaufbau der Hauptwurzel.

Im forstlichen Schrifttum wird die Tatsache, daß die Seitenwurzeln nicht an beliebigen Stellen der Hauptwurzel entstehen, sondern in ihrer Anlage an eng begrenzte Streifen gebunden sind, viel zu wenig betont. Die Kenntnis dieser Stellen ist aber die Voraussetzung für jeden tieferen Einblick in die Anordnung der Seitenwurzeln und für jedes Streben, den Aufbau eines Wurzelgerüstes zu beeinflussen, wenn man sich nicht auf das übliche handwerksmäßige Umgestalten beschränken will. Für die Kiefer hat Liese diese Stellen bereits untersucht (8).

Wir beschreiben daher

a) die Beziehungen zwischen dem Gewebeaufbau der Hauptwurzel und dem Entstehungsort der Seitenwurzeln 1. Ordnung,
b) die praktische Bedeutung dieser Tatsachen,
c) den Gewebeaufbau der Hauptwurzel,
d) die Art der Untersuchung und
e) ihre Ergebnisse für die einzelnen Holzarten.

Im Anschluß daran sollen

f) noch einige allgemeine Beobachtungen mitgeteilt werden.

II A 1 a. Die Beziehungen zwischen dem Gewebeaufbau der Hauptwurzel und dem Entstehungsort der Seitenwurzeln.

Die Hauptwurzel der forstlichen Kleinpflanzen, sowohl der Laub- als auch der Nadelhölzer, besitzt ein strahlenförmig angeordnetes Gefäßbündel, das von den Rindenschichten durch eine geschlossene Lage bildungsfähigen Gewebes abgegrenzt ist. Dieser Zellschicht, dem Perizikel, obliegt „die höchste Aufgabe der Wurzel, die Bildung der Seitentriebe (12)". Sie wird daher auch wurzelbildende oder rhizogene Schicht genannt (van Tieghem, nach 13).

Sie ist aber nicht auf ihrem ganzen Umfang zur Bildung von Seitentrieben befähigt, sondern nur entlang „rhizogener Reihen (3)". Stellt man sich diese Zellschicht als einen Walzenmantel vor, die Erstlingsholzstränge als langgestreckte ebene Platten, deren eine Längsseite in der Achse des Wurzelkörpers liegt, so sind nur jene Längsstreifen in der seitenwurzelbildenden Schicht zur Anlage von Seitenwurzeln befähigt, die auf den Schnittlinien der Ebenen der Erstlingsholzplatten (Gefäßplatten) mit dem Walzenmantel der wurzelbildenden Schicht liegen.

Die Seitenwurzeln sind daher in Längsreihen — in Orthostichen— angeordnet, deren Zahl gleich ist der Zahl der Erstlingsholzplatten. Büsgen spricht daher von zwei- und mehrzeilig verzweigten Wurzeln (14). Auch diejenigen unserer Holzpflanzen, welche nur zwei Erstlingsholzstränge in der Hauptwurzel besitzen, die also einen diarchen Protoxylemstrang haben, bilden ihre Seitenwurzeln unmittelbar vor diesen Strängen und nicht an deren Flanken aus, sodaß also auch in diesem Fall einem jeden Strang nur eine Zeile entspricht.

II A 1 b. Die praktische Bedeutung dieser Tatsachen.

In seinen „Untersuchungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer (11)" hat Nobbe bereits im Jahre 1875 auf die Bedeutung der Erstlingsholzgefäße hingewiesen. Er erwähnt die „gesetzmäßige Anordnung der Nebenwurzeln in Orthostichen, welche letztern den geometrischen Ort für die Wurzelzweige bilden."

Nach de Bary ist ihre Zahl verschieden, „theils nach den verschiedenen Wurzeln der einzelnen Species, theils nach den Arten

und größeren Abtheilungen des Systems (13)". Er teilt auch bereits mit, daß die Zahl der „Radialplatten" im Gefäßbündel mit der Stärke der Wurzel abnimmt.

Bei Durchführung der folgenden Untersuchungen konnten wir mehrmals beobachten, daß sich — bei den Laubhölzern — ihre Zahl auch vermehren läßt.

Da also nur vor den Erstlingsgefäßen aus dem Perizikel die Seitenwurzeln entspringen können, muß die Zahl der dadurch gegebenen Zeilen bekannt sein, wenn das Wurzelgerüst einer Holzart, sowohl bei der Kleinpflanze als auch beim alten Baum, beschrieben und untersucht werden soll.

Wie Flury überzeugend dargelegt hat, sinkt mit fortschreitendem Wachstum der Stammfuß in den Boden ein (15). Die beim alten Baum in 20—40 cm Tiefe ablaufenden Wurzeln, die stets das Gerüst der Wurzeltracht bilden, wurden als die ersten Seitenwurzeln des Keimlings 2—5 cm unter der Bodenoberfläche in unmittelbarem Anschluß an die Erstlingsgefäße angelegt (vergl. auch 8).

Bei Holzarten mit starkem Wurzelanlauf und brettartiger Ausbildung der oberen Seitenwurzeln könnte man die Ursprungsstelle der Hauptseitenwurzeln manchmal im Stamm vermuten. Aber auch in diesem Falle sind sie vor den Erstlingsgefäßen der Keimwurzel entstanden.

II A 1 c. Der Gewebeaufbau der Hauptwurzel.

Da für die folgenden Untersuchungen nur die Beziehungen zwischen Gewebeaufbau der Hauptwurzel und Entstehungsort der Seitenwurzeln von Bedeutung sind, können wir uns auf eine kurze Beschreibung der Gefäßplatten, ihrer Lage, ihrer Mehrung oder Minderung während des Wachstums, und der seitenwurzelbildenden Schicht beschränken.

Diese beiden Gewebeteile, die Gefäßplatten und das Perizikel kommen mit ihren kennzeichnenden Eigenschaften in Bezug auf die Seitenwurzelbildung sowohl in der eigentlichen Wurzel als auch in dem Verbindungsstück der Wurzel mit dem Stamm, im Hypokotyl, vor.

Wir beschreiben daher

x Gefäßplatten und Perizikel in der Hauptwurzel und
xx Gefäßplatten und Perizikel im Hypokotyl.

II A 1 c x. Gefäßplatten und Perizikel in der Hauptwurzel.

In dem strahlenförmigen (radialen) Gefäßbündel der Wurzeln unserer Holzarten sind die einzelnen Gefäßplatten stets sehr regelmäßig, in gleichen Abständen, angeordnet.

Der Bau der Gefäßplatten ist bei den einzelnen Holzarten, sowohl in den Haupt- als auch in den Nebenwurzeln, nicht wesentlich verschieden. In jedem Falle läßt sich die bekannte Zunahme der Zellgröße nach der Wurzelachse — in zentripetaler Richtung — gut

wahrnehmen. Auf einem Querschnitt durch eine junge Wurzel sind die Zellen der Gefäßplatten bei den Nadelhölzern gewöhnlich in einer schmalen, langgestreckten Reihe angeordnet, bei den Laub-Hölzern dagegen als dreieckige Häufchen mit der Spitze nach außen.

Bei Laub- und Nadelhölzern wird der Anfang stets von einer engporigen Zelle gebildet.

Gegen die Wurzelspitze nimmt, bei den einzelnen Holzarten in verschiedenem Alter, die Zahl der Gefäßplatten eines Bündels sehr häufig ab.

Eine Art der Strangzahlverminderung (Reduktion) hat Liese für die Kiefer bereits beschrieben (8). Sie ist bei den Nadelhölzern vorherrschend. Zu Beginn nähern sich zwei benachbarte Stränge einander, bis die innersten großporigen Zellen beider Stränge zusammenstoßen. Dann nimmt die Zahl der Zellen des einen Stranges rasch ab. Zuerst keilen die äußeren, engräumigen Zellen aus, bis schließlich nur noch das innerste, weite Gefäß übrig ist, das dann auch verschwindet. Die verbleibenden Stränge haben sich dabei so verlagert, daß sie wiederum regelmäßig, mit gleichem Abstand, im Gefäßbündelzylinder liegen.

Stoßen aber die vorhandenen Radialplatten in der Mitte der Wurzel zusammen, so vermindert sich die Zahl der Stränge durch einfaches Auskeilen des einen Stranges. Während dieses Vorganges nehmen die verbleibenden Stränge die neue, durch die verkleinerte Strangzahl bedingte radiale Lage ein.

Bei den Laubhölzern findet eine Zusammenlagerung der Stränge vor ihrem Ausscheiden nicht statt. Die Zahl der Zellen eines Stranges vermindert sich rasch bis zu seiner völligen Auflösung. Die verbleibenden Stränge biegen währenddessen in eine neue regelmäßige, radiale Lage ein.

Eine auffallend unregelmäßige Lagerung kann manchmal in den Hauptwurzeln und den Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung der Buche und Eiche beobachtet werden. In diesem Falle wird ein Strang zwischen den regelmäßig gelagerten Gefäßplatten, in gleichem Abstand von seinen beiden Nachbarsträngen neu angelegt. Dies konnte jedoch nur bei Wurzeln beobachtet werden, deren Holzbildung noch nicht begonnen hatte. Im weiteren Verlauf des Wachstums nehmen dann diese Stränge eine regelmäßige Lage ein.

In den Wurzeln liegt, wie bekannt, das Kambium zu Anfang zwischen den radial angeordneten Gefäßplatten und Siebröhren. Sind drei oder mehr Erstlingsholzplatten vorhanden, so bildet es ebenso viele, gegen die Wurzelachse gewölbte Bogen, sind dagegen nur zwei Stränge angelegt worden, dann verläuft es in zwei flachen, nach außen gewölbten Linien ungefähr von Mitte zu Mitte der beiden Stränge.

Die Holzbildung beginnt in der Regel in der Mitte eines solchen Bogens. Je nach dem Fortschritt der Verholzung zeigt ein Querschnitt den Holzkörper der Wurzel bei zwei Strängen als ein mehr oder weniger breites Eirund, bei mehr Strängen als ein Vieleck mit eingebogenen Seiten oder als eine Scheibe, die nur noch vor den

Ecken der Gefäßplatten durchbrochen ist, vor denen die Hauptmarkstrahlen ihren Anfang nehmen.

Ist die Holzbildung so weit fortgeschritten, daß vor den Erstlingsholzplatten das neu gebildete Holz sich zusammenschließt, dann entstehen vor ihnen keine Tochterwurzeln mehr. Die Fähigkeit eines Wurzelstückes sich zu verzweigen ist von diesem Zeitpunkt an erloschen.

Vom Perizikel, auch Perikambium genannt, braucht hier nur erwähnt zu werden, daß es nach Goebel „die äußerste Zellschicht des zentralen Gewebezylinders der Wurzel (16)“ darstellt und die Stränge wie ein Walzenmantel umgibt.

II A 1 c xx. Gefäßplatten und Perizikel im Hypokotyl.

Die Radialbündel der Wurzel gehen im Hypokotyl in die kollateralen Bündel des Stammes über.

Der Uebergang vollzieht sich, wie allgemein bekannt, durch Verlagerung der Bündelteile. Die in der Wurzel zwischen den Gefäßplatten liegenden Siebröhrenbündel liegen im Stamm vor den Gefäßen.

Nach de Bary erstreckt sich die seitenwurzelbildende Schicht, das Perizikel, „von der Wurzel aus aufwärts über das hypokotyle Glied (13)“.

Im Hypokotyl können also ebenfalls Seitenwurzeln 1. Ordnung entstehen.

Nach unseren Beobachtungen jedoch nur im unteren Teil, in dem sich das Siebröhrenbündel noch nicht vor die Gefäße geschoben hat. Die im Perizikel angelegten Seitenwurzeln finden dann noch unmittelbaren Anschluß an eine Erstlingsgefäßplatte.

Dieses untere Stück des Hypokotyls verhält sich also in Bezug auf die Verzweigung wie eine Hauptwurzel. Es wird bei unseren Holzarten nicht über 2,0 cm lang.

II A 1 d. Die Art der Untersuchung.

Die zu untersuchenden Wurzeln wurden einige Wochen in vergällten Spiritus gelegt. Die Schnitte wurden zur Entfernung des Zellinhaltes ungefähr 12 Stunden in Javelle'sche Lauge gebracht und anschließend in dest. Wasser ausgewaschen. Zur Färbung diente eine schwache Lösung von Safranin in dest. Wasser. Diese färbt die Erstlingsholzgefäße und bereits gebildetes Holz kräftig rot.

Die Zahl der Stränge wurde ermittelt ungefähr 1,5 cm unterhalb des Wurzelhalses und 2,0 cm oberhalb der Wurzelspitze, bei einzelnen Wurzeln auch in der Mitte. Diese Stellen werden kurz mit oben, unten und Mitte bezeichnet.

II A 1 e. Die Ergebnisse der diesbezüglichen Untersuchungen.

Die Hauptwurzel der Fichte.

Von 79 Fichten einer Saatreihe, die 4 Tage nach Entfaltung der Keimblätter ausgeschlemmt wurden, hatten oben

67 Keimlinge, d. s. 85% je 3 Gefäßplatten und
12 Keimlinge, d. s. 15% je 4 Gefäßplatten.

Unten hatten von den nämlichen Pflanzen

31 Keimlinge, d. s. 39% je 2 Gefäßplatten und
48 Keimlinge, d. s. 61% je 3 Gefäßplatten.

Bei 4 von den Keimlingen der letztern Art waren je 2 Stränge mit ihren innersten weiten Gefäßen zusammengelagert.

Wollte man sich als Ergebnis dieser Untersuchungen mit dem Schluß begnügen, daß die Strangzahlverminderung bei der Fichte bereits mit Entfaltung der Keimblätter beginne, so wäre er in dieser Form falsch.

Denn die Untersuchung von 56 Fichten aus dem gleichen Saatbeet im Oktober des nämlichen Jahres ergab für die untern Querschnitte folgende Zahlen:

3 Keimlinge, d. s. 5% hatten je 1 Strang,
26 Keimlinge, d. s. 47% hatten je 2 Stränge und
27 Keimlinge, d. s. 48% hatten je 3 Stränge.

Die Verminderung der Strangzahlen beginnt also nicht bei allen Fichten in einer Tiefe, die bei Entfaltung der Keimblätter erreicht wird. Ein Teil derselben hat auch noch am Ende des ersten Wachstumsjahres 3 Stränge bis in die Nähe der Wurzelspitze ausgebildet.

Betrachtet man die äußere Gestalt der durch diesen Unterschied gekennzeichneten Hauptwurzeln, so fällt sofort auf, daß alle Fichten, die am Ende des ersten Jahres in der Nähe der Wurzelspitze noch 3 Gefäßplatten besitzen, eine verhältnismäßig kurze Hauptwurzel mit kräftigen, von oben nach unten in der Länge rasch abnehmenden Seitenwurzeln aufweisen. Die Spitzen ihrer Seitenwurzeln liegen in der Mantelfläche eines Kegels, dessen Achse durch die Hauptwurzel und dessen Scheitel durch die Wurzelspitze gebildet wird (Abb. 1, links).

Diejenigen Fichten dagegen, die am Ende des ersten Wuchsjahres nur noch zwei Stränge in der Nähe der Wurzelspitze hatten, waren sehr häufig durch eine lange Hauptwurzel und zahlreiche kurze, dünne, von oben bis unten fast gleich lange Nebenwurzeln gekennzeichnet (Abb. 1, Mitte). Die Spitzen der Nebenwurzeln lagen in der Mantelfläche einer Walze, deren Achse die Hauptwurzel bildeté.

Von 125 Anflugfichten, die auf einer ungefähr 3 qm großen Fläche standen, gehörten

99 d. s. 79% zur Art mit kurzer Hauptwurzel und
26 d. s. 21% zur Art mit langer Hauptwurzel.

Die durchschnittliche Länge betrug bei der ersten Art 68,5 mm (29—112 mm), bei den Fichten mit langer Hauptwurzel dagegen 132 mm (51—200 mm).

Daß es sich tatsächlich um 2 verschiedene Ausbildungsformen der Hauptwurzel handelt, ersieht man schon daraus, daß alle die später noch zu beschreibenden Einflüsse, welche die Seitenwurzelbildung oder die Entwicklung der Hauptwurzel fördern oder hemmen, nicht in der Lage sind, das Wurzelbild in dieser Beziehung so

zu verändern, daß die Zugehörigkeit der Fichte zu einer der beiden Formen nicht mehr festgestellt werden könnte (Abb. 1, rechts).

In den beiden ersten Jahren kann aus der Entwicklung des oberirdischen Teiles einer Fichte auf die Ausbildung der Hauptwurzel in dieser Beziehung nicht geschlossen werden. Am Ende des dritten Lebensjahres dagegen sind alle Fichten mit ausgesprochen langer Hauptwurzel in der Höhenentwicklung des Stämmchens zurückgeblieben. Auf gleichem Standort betrug in diesem Alter der Unterschied der Hauptwurzellänge der beiden Ausbildungsformen 13,4 cm. Die Fichten mit langer Hauptwurzel hatten eine durchschnittliche Länge von 31,5 cm (11 Messungen), die mit kurzer Hauptwurzeln dagegen nur von 18,1 cm (7 Messungen) erreicht.

Zur Nachprüfung dieser Beobachtungen wurden auf den verschiedensten Standorten zu Anfang September einjährige Fichten gesammelt und diese nach ihrer Zugehörigkeit zu einer der beiden Ausbildungsformen auf Grund der äußeren Merkmale getrennt.

Von 22 Fichten mit kurzer Hauptwurzel und wenigen langen Seitenwurzeln hatten unten

3 Stück d. s. 14% je 2 Gefäßplatten und
19 Stück d. s. 86% je 3 Gefäßplatten.

Von 44 gleichalten Fichten mit langer Hauptwurzel und vielen kurzen Seitenwurzeln dagegen wiesen unten auf

43 Hauptwurzeln, d. s. 98 % je 2 Gefäßplatten und
1 Hauptwurzel, d. s. 2 % je 1 Gefäßplatte.

Auf Grund dieses Ergebnisses kann wohl behauptet werden, daß es mit ausreichender Sicherheit möglich ist, von der äußeren Form der Hauptwurzel auf die Zahl der Erstlingsgefäßplatten und damit auf die Zahl der Zeilen zu schließen, in denen die Seitenwurzeln entstehen können.

Die Verminderung der Strangzahl setzt bei Fichten mit langer Hauptwurzel sehr bald ein. Bei der Untersuchung der letztgenannten 44 Fichten konnten 4 cm unterhalb des Wurzelhalses an

18 Fichten, d. s. an 41 % je 3 Gefäßplatten und an
26 Fichten, d. s. an 59 % je 2 Gefäßplatten

festgestellt werden.

Weniger als zwei Stränge konnten nur selten beobachtet werden.

Spätestens im Juli des dritten Jahres findet, nach unseren Beobachtungen, auch bei der Fichte mit kurzer Hauptwurzel die Verminderung der Strangzahlen auf je 2 statt. Dies ergab sich aus folgender Untersuchung: Im Juli ihres dritten Lebensjahres wurde an 40 Fichten, deren ungefähr 5 cm langer letztjähriger Hauptwurzeltrieb an seiner helleren Farbe noch gut zu erkennen war, festgestellt, daß oben

16 Stück, d. s. 40 % je 3 Gefäßplatten und
24 Stück, d. s. 60 % je 2 Gefäßplatten

ausgebildet hatten.

In der Mitte des letztjährigen Triebes dagegen wiesen alle 40 Pflanzen nur noch 2 Erstlingsholzstränge auf.

Die Hauptwurzel der Tanne.

Die Untersuchung von 76 Keimlingen einige Tage nach Entfaltung der Keimblätter zeigt, daß oben aufwiesen:

28 Keimlinge, d. s. 37 % je 4 Radialplatten und
48 Keimlinge, d. s. 63 % je 5 Radialplatten.

Von den nämlichen Pflanzen hatten unten

1 Keimling, d. s. 1 % je 3 Radialplatten und
48 Keimlinge d. s. 63 % je 4 Radialplatten
27 Keimlinge d. s. 36 % je 5 Radialplatten.

Bei 9 dieser 27 Keimlinge konnte eine Zusammenlagerung der Gefäßplatten zu je 4 und bei 2 zu je 3 beobachtet werden.

Am Ende des dritten Lebensjahres hatte die Mehrzahl der untersuchten Hauptwurzeln noch 3 oder gar 4 Radialplatten. Es fanden sich bei einer Untersuchung von 38 unverschulten Tannen

4 Hauptwurzeln, d. s. 11 % mit je 4 Radialplatten,
24 Hauptwurzeln, d. s. 63 % mit je 3 Radialplatten und
10 Hauptwurzeln, d. s. 26 % mit je 2 Radialplatten.

Die Hauptwurzeln mit 2 Erstlingsgefäßsträngen waren um 8 bis 10 cm länger als die übrigen. Die Verminderung der Strangzahl auf 2 war im Herbst des ersten oder im Frühsommer des zweiten Jahres erfolgt.

Auch bei der Betrachtung einjähriger Tannen zeigt sich schon, daß, ebenso wie bei der Fichte, in Bezug auf die Längenentwicklung der Hauptwurzeln 2 Ausbildungsformen vorkommen: Tannen mit kurzer Hauptwurzel und einigen langen Seitenwurzeln und Tannen mit langer Hauptwurzel und zahlreichen kürzeren Seitenwurzeln (Abb. 2). Während bei der Fichte fast stets 20—30 % der ausgehobenen Pflanzen die auffallend lange Hauptwurzel aufwiesen, war dieses Verhältnis bei der Tanne außerordentlich schwankend. In einem Saatbeet gehörten von 84 einjährigen Tannen

73 Stück d. s. 87 % zur Form mit langer Hauptwurzel und
11 Stück d. s. 13 % zur Form mit kurzer Hauptwurzel.

Bei Ausgrabungen an andern Orten wurde fast das umgekehrte Verhältnis festgestellt.

Der Längenunterschied dieser beiden Ausbildungsformen ist bei der Tanne nicht so groß wie bei der Fichte. 30 einjährige Tannen mit langer Hauptwurzel (und den kurzen Nebenwurzeln) hatten eine durchschnittliche Länge von 149,5 mm (90—215 mm) erreicht. 11 Tannen mit kurzer Hauptwurzel (und einigen langen Seitenwurzeln) dagegen nur 119,5 mm (90—182 mm).

In welcher Tiefe und zu welcher Zeit sich die Verminderung der Radialplatten vollzieht, geht aus den folgenden Untersuchungen von je 20 Tannenhauptwurzeln am Ende des ersten Lebensjahres hervor.

Querschnitt 1 cm unterhalb des Wurzelhalses:

Bei Tannen mit langer Hauptwurzel hatten

13 Stück d. s. 65 % je 4 Radialplatten und
7 Stück d. s. 35 % je 5 Radialplatten.

Von den Tannen mit kurzer Hauptwurzel hatten

12 Stück d. s. 60 % je 4 Radialplatten und
8 Stück d. s. 40 % je 5 Radialplatten.

Querschnitt in der Mitte:

Von den Tannen mit langer Hauptwurzel hatten

12 Stück d. s. 60 % je 3 Radialplatten und
8 Stück d. s. 40 % je 4 Radialplatten.

Bei Tannen mit kurzer Hauptwurzel dagegen hatten

5 Stück d. s. 25 % je 3 Radialplatten und
15 Stück d. s. 75 % je 4 Radialplatten.

Querschnitt 1 cm oberhalb der Wurzelspitze:

Bei Tannen mit langer Hauptwurzel hatten

6 Stück d. s. 30 % je 2 Radialplatten und
14 Stück d. s. 70 % je 3 Radialplatten.

Bei Tannen mit kurzer Hauptwurzel dagegen hatten

12 Stück d. s. 60 % je 3 Radialplatten und
8 Stück d. s. 40 % je 4 Radialplatten.

Die Zahl der Radialplatten geht in den langen Hauptwurzeln spätestens im Frühjahr des zweiten Lebensjahres auf 2 zurück. Tannen mit kurzer Hauptwurzel dagegen besitzen noch, wie bereits angegeben, am Ende des dritten Lebensjahres je 3 oder 4 Radialplatten.

Die Hauptwurzel der Kiefer:

Obwohl Liese (8) für die Hauptwurzel der Kiefer diese Verhältnisse bereits dargelegt hat, untersuchten wir, um Hinweise zu sparen, noch einmal 72 Keimlinge einige Tage nach Entfaltung der Keimblätter. Von 72 Keimlingen hatten oben

2 Keimlinge d. s. 3 % je 2 Gefäßplatten,
58 Keimlinge d. s. 80 % je 3 Gefäßplatten und
12 Keimlinge d. s. 17 % je 4 Gefäßplatten.

An den nämlichen Pflanzen fanden sich unten bei

7 Keimlinge d. s. 10 % je 2 Stränge und bei
65 Keimlinge d. s. 90 % je 3 Stränge.

Bei 5 dieser 65 Wurzeln waren aber bereits je 2 Stränge zusammengelagert.

Zu Beginn des zweiten Jahres besaßen alle Hauptwurzeln nur noch 2 Stränge.

Wie bekannt, schwankt bei der Kiefer die Länge der Hauptwurzel außerordentlich. Es konnte aber kein Abhängigkeitsverhältnis zwischen ihrer Länge und der Zahl der Radialplatten, ähnlich wie bei der Fichte und Tanne, festgestellt werden.

Manchmal findet man auch 1—2jährige Kiefern, deren 9—15 cm lange Hauptwurzel auffallend gleichmäßig dick entwickelt ist und in einer gedrungenen Spitze endet. Als Nebenwurzeln tragen diese Hauptwurzeln viele dünne, 2—3 cm lange Seitenwurzeln, die dicht mit gegabelten Pilzwurzeln besetzt sind. Diese Form sahen wir nur unter Anflug, nie im Saatbeet.

Die Hauptwurzel der Buche.

Bei den Laubhölzern ist die Anzahl der Radialplatten am Wurzelhals stets höher als bei den Nadelhölzern. De Bary sagt darüber: „In den Hauptwurzeln ist die Gefäßplatte meistens diarch-diametral oder triarch oder tetrarch, selten finden sich höhere Ziffern, sei es bei einzelnen Individuen . . ., sei es als Regel für bestimmte Arten wie die meisten Amentaceen (Quercus sec. 6 — 8, — — — Fagus 8 . . . .) . . . Alle diese Ziffern sind auch für die einzelne Species nicht unbedingt ausnahmslose Regel (13)". Weitere Angaben über diese Fragen sind in dem zu Rate gezogenen Schrifttum nicht enthalten.

Die Untersuchung von 80 Buchen nach Entfaltung der Keimblätter ergab oben folgende Zahlen:

8 Keimlinge d. s. 10 % hatten je 4 Radialplatten
72 Keimlinge d. s. 90 % hatten je 8 Radialplatten

Unten wurden folgende Zahlen gefunden:

10 Keimlinge d. s. 12 % hatten je 4 Radialplatten,
3 Keimlinge d. s. 4 % hatten je 6 Radialplatten
67 Keimlinge d. s. 84 % hatten je 8 Radialplatten.

Bei diesen Beobachtungen fiel auf, daß kein Zusammenhang zwischen der Zahl der Radialplatten und der Bildung von Sekundärholz bestand, etwa derart, daß bei Pflanzen mit mehr Strängen die Holzbildung früher beginnt als bei solchen mit wenig Strängen oder umgekehrt. Es finden sich Wurzeln mit 4 Strängen ohne Holz und solche von 8 Strängen mit Holz und umgekehrt.

Ende September hatte die Zahl der Radialplatten weiterhin abgenommen. Von 35 Keimlingen hatten unten

24 Keimlinge, d. s. 69 % je 4 Radialplatten und
11 Keimlinge, d. s. 31 % je 5 Radialplatten.

Aehnliche Verhältnisse finden sich in den Hauptwurzeln auch am Ende des zweiten und dritten Jahres.

Die Hauptwurzel der Eiche (Stieleiche).

Weitaus mannigfaltiger als bei der Buche sind diese Verhältnisse bei der Eiche. Es wurden beobachtet bei 45 Pflanzen kurz nach dem Austreiben des oberirdischen Triebes am Wurzelhals:

2 Keimlinge, d. s. 5 % mit je 4 Gefäßplatten,
9 Keimlinge, d. s. 20 % mit je 6 Gefäßplatten,
15 Keimlinge, d. s. 33 % mit je 7 Gefäßplatten,
19 Keimlinge, d. s. 42 % mit je 8 Gefäßplatten.

An der Wurzelspitze hatten von den nämlichen Pflanzen:

2 Keimlinge, d. s. 5 % je 3 Gefäßplatten
7 Keimlinge, d. s. 15 % je 4 Gefäßplatten
9 Keimlinge, d. s. 20 % je 5 Gefäßplatten
11 Keimlinge, d. s. 25 % je 6 Gefäßplatten
9 Keimlinge, d. s. 20 % je 7 Gefäßplatten
7 Keimlinge, d. s. 15 % je 8 Gefäßplatten.

Aehnliche Strangzahlverhältnisse wurden auch bei der Traubeneiche gefunden.

Am Ende des ersten Jahres hatten unten von 7 Wurzeln

5 Wurzeln, d. s. 71 % je 5 Gefäßplatten und
2 Wurzeln, d. s. 29 % je 4 Gefäßplatten

4 und 5 Gefäßplatten wurden auch in der Nähe der Wurzelspitze zwei- und dreijähriger Pflanzen beobachtet.

II. A 1. f

Allgemeine Beobachtungen über die Xylemstrangzahlen.

Es wäre für den Forstmann erwünscht, wenn von einem äußeren Merkmal auf die Zahl der Stränge in den Hauptwurzeln geschlossen werden könnte.

Man hat sich auf der Suche nach einem solchen Kennzeichen (vergl. 13 und 8) stets bemüht, einen Zusammenhang zwischen der Anzahl der Keimblätter und der Zahl der Gefäßplatten zu finden. Eine feste Beziehung war aber nach den vorliegenden Veröffentlichungen nicht zu erkennen.

Bei den Nadelhölzern haben wir daher ähnliche Bemühungen unterlassen. 7 Buchen mit je 3 Keimblättern reizten jedoch zu einer Untersuchung bei den Laubhölzern. Aber auch hier war keine Beziehung zwischen der Zahl der Keimblätter und der Zahl der Gefäßplatten festzustellen. Alle 7 Wurzeln hatten je 8 Radialplatten. Es scheint daher vorerst nur möglich zu sein, aus der Ausbildungsform der Hauptwurzel bei Fichte und Tanne auf die Zahl der Gefäßplatten zu schließen.

Auch der Wurzeldurchmesser steht in keiner Beziehung zur Zahl der Erstlingsholzplatten. Seine Größe hängt vor allem von der sehr wechselnden Stärke der Innenrinde ab. Für den Gefäßbündelstrang gilt dagegen, wenn auch nicht ohne Einschränkung: Je stärker sein Durchmesser, desto größer die Strangzahl in dem für die Pflanze möglichen Umfang.

In Bezug auf die äußeren Bedingungen, welche die Verminderung der Strangzahlen begünstigen, fand Liese (8), daß als „Ursache der frühen Diarchie der Hauptwurzel“ mangelnde Bodenfeuchtigkeit infolge geringer Niederschläge und die herrschenden Bodenverhältnisse anzusehen seien. Insbesondere beobachtete er, daß Hauptwurzeln, welche in alten Wurzelkanälen wuchsen, länger triarch blieben.

Bei Durchführung dieser und aller folgenden Untersuchungen konnten wir stets die Erfahrung machen, daß, sowohl bei den Laub- als auch bei den Nadelhölzern, in lockerem Boden die Strangzahl früher und in geringerer Tiefe abnimmt als im festem Boden. Hauptwurzeln, die in verrotteten, lotrecht liegenden Holzstückchen wuchsen, verminderten sogleich nach dem Einwachsen in diese locker gelagerten Erdröhren ihre Strangzahlen, wenn dies noch möglich war. Diese Wurzeln, wie überhaupt alle Wurzeln, die in lockerem Bo-

den wuchsen, hatten stets eine größere Länge erreicht als Wurzeln die in fest gelagerte Erde eindringen mußten.

Zur Klärung dieser Fragen wurde folgender Versuch gemacht: Die Fläche dreier Beete von je 0,6 qm wurde in 2 gleiche Teile zerlegt. Von jedem Beet wurde die eine Hälfte mit einem Stammabschnitt möglichst gleichmäßig zusammengestampft. Die Beete wurden mit Kiefernsamen besät. Beet 1 blieb sich überlassen, Beet 2 wurde wiederholt begossen, Beet 3 wiederholt begossen und mit Nitrophoska gedüngt. In allen drei Beeten zeigte sich, daß die Hauptwurzel der Kiefer auf den festgestampften Teilflächen stets eine geringere Länge erreicht hatte als auf den locker gelagerten Teilflächen und daß in den zusammengestampften Beeten im September mehr als die Hälfte aller Hauptwurzeln unten noch 3 Stränge besaßen. Auf den locker gelagerten Teilflächen dagegen hatten im gleichen Zeitpunkt nur 8—19 % der Hauptwurzeln unten noch je drei Stränge.

Aus diesem, wenn auch groben Versuch, kann geschlossen werden, daß Feuchtigkeit und Düngung auf die Verminderung der Strangzahlen einen geringeren Einfluß ausüben als die Lagerung des Bodens. Ob als letzte Bedingung für die Verzögerung der Strangzahlreaktion das langsamere Wachstum oder der erhöhte Widerstand, den der Boden der eindringenden Wurzel bietet, anzusehen ist, konnten wir nicht klären. Vielleicht wirken beide Bedingungen in einer Richtung.

II A 2.

Das Längenwachstum und die Verholzung der Hauptwurzel in den beiden ersten Jahren.

Wie die späteren Untersuchungen zeigen werden, vollzieht sich das Wachstum einer einzelnen Wurzel in steter Abhängigkeit von der Entwicklung aller andern, die demselben Wurzelnetz angehören. Auf das Wesen dieses Abhängigkeits-(Korrelations-) Verhältnisses kann in einer forstlichen Untersuchung nicht eingegangen werden. Hier (in diesen und den folgenden Abschnitten) ist nur zu erörtern, wie es sich auswirkt und (im 2. Teil), ob es durch Maßnahmen, die im Forstbetrieb anwendbar sind, beeinflußt werden kann. Bei ungestörter Entwicklung äußert es sich vor allem in einem für jede Holzart kennzeichnenden Fortschritt (Rhytmus) des Längenwachstums und der Verholzung. Von diesem Rhythmus hängt das Austreiben der Seitenwurzeln ab und damit der Aufbau einer Wurzeltracht.

Bisher bemühte man sich vor allem die Frage zu beantworten: Wann wächst die Wurzel? Daß ihr Wachstum mit dem des oberirdischen Teiles nicht zusammenfällt war bekannt (vergl. 17).

Ebenso wichtig wie die Zeit, in der das Wurzelwachstum erfolgt, ist für den Aufbau einer Wurzeltracht der Rhythmus, in dem es sich vollzieht.

Eine Hauptwurzel betrachten wir als verholzt, wenn sie 3—4 Lagen Holz gebildet hat. Denn diese Hauptwurzeln unterscheiden sich im Hinblick auf die Art, wie sie Störungen überwinden, sehr wesentlich von den unverholzten Wurzeln, die nur Erstlingsholzgefäße besitzen.

Die Fichte.

Die beschriebene kurze Fichtenhauptwurzel (mit den wenigen langen Seitenwurzeln) wächst in der Rheinebene, unserem Beobachtungsgebiet, ausgesprochen stoßartig. Nach einem verhältnismäßig raschen Wachstum im Anschluß an die Keimung stockt die Längenentwicklung der Hauptwurzel. (Während dieser Zeit entwickeln sich die längeren Seitenwurzeln). Im Spätsommer und Frühherbst setzt noch einmal ein starkes Wachstum ein. Die Verholzung schreitet dann langsam gegen die Spitze fort. Sie scheint nur bei gefrorenem Boden zu stocken. Im September findet man gewöhnlich 3—4 cm lange unverholzte Wurzelspitzen. Kurz vor dem Austrieb im Frühjahr hat die Verholzung die Wurzelspitze fast erreicht.

Im zweiten und dritten Jahr vollzieht sich das Wachstum ebenso. Es beträgt im Durchschnitt jährlich ungefähr 5 cm. Sehr auffallend ist dabei, daß die Verholzung der Hauptwurzel mehrjähriger Fichten wesentlich langsamer voranschreitet als bei einjährigen Fichten. Man findet bei mehrjährigen Fichten häufig zu Anfang Januar noch 3—4 cm lange unverholzte Wurzelspitzen.

Die Fichte mit langer Hauptwurzel (und zahlreichen kurzen Nebenwurzeln) ist durch ein auffallend stetiges Wachstum der Hauptwurzel ausgezeichnet. Ende Januar sind bei ihr, sowohl bei einjährigen als auch bei mehrjährigen Pflanzen, in der Regel 4—5 cm lange unverholzte Wurzelspitzen zu finden. Die Hauptwurzel treibt fast immer aus, bevor die Verholzung bis in die Nähe der Wurzelspitze vorgedrungen ist.

Die Tanne.

Die Hauptwurzel der Tanne wächst in den gleichen zeitlichen Abständen wie die der Fichte, deren Länge sie jedoch nicht erreicht. Im Gegensatz zu dieser verholzt sie aber sehr bald. Im Dezember sind auch bei den längsten Hauptwurzeln, die stets sehr kurze gleichmäßig entwickelte Seitenwurzeln tragen, nur noch 1—2 cm lange unverholzte Spitzen zu beobachten. Alle andern Hauptwurzeln sind vollständig verholzt. In dieser Beziehung unterscheiden sich die mehrjährigen Tannen nicht von den einjährigen.

Die Kiefer.

Bei der Kiefer kann ein stetiges Fortwachsen der Hauptwurzel, das nur bei längerer Trockenheit und Frost zu stocken scheint, beobachtet werden. Die Verholzung schreitet mit dem Wachstum der Hauptwurzel gleichmäßig fort. Bereits im Dezember ist die Hauptwurzel vollständig verholzt. Ebenso verlaufen Wachstum und Verholzung in den folgenden Jahren.

Die Laubhölzer:

Aehnlich wie bei der Fichte und Tanne tritt auch bei den Laubhölzern die Hauptwurzel am Ende des ersten Jahres in zwei Ausbildungsformen auf. Diese unterscheiden sich jedoch nicht durch die Zahl der Erstlingsholzplatten, sondern, ganz allgemein ausgedrückt, durch die Art, wie die Seitenwurzeln aus ihnen entspringen (siehe später). Verfolgt man die Entwicklung dieser beiden Formen, so kann nicht übersehen werden, daß sie sich auch durch den Verlauf ihres Längenwachstums und den Fortschritt der Verholzung unterscheiden.

Die Buche.

Bei Entfaltung der Keimblätter hatte die Buchenhauptwurzel (Buchen auf feuchtem Standort) eine durchschnittliche Länge von 9,3 cm erreicht (43 Messungen). Die gefundenen Werte lagen zwischen 11,4 und 6,2 cm. Die Schwankung im Längenzuwachs betrug also 5,2 cm.

Kurz nach Entfaltung der Erstlingsblätter wurde auf dem nämlichen Standort eine durchschnittliche Hauptwurzellänge von 17,8 cm festgestellt (16 Messungen). Die größte Hauptwurzel war 21,4 cm, die kleinste 14,3 cm lang. Der Längenunterschied betrug also 7,1 cm.

Auf dem gleichen Standort hatten im Herbst (19. Oktober) 18 ausgeschlemmte Hauptwurzeln eine Durchschnittslänge von 32,0 cm erreicht. Auffallend war hier der große Rahmen, in dem die einzelnen Werte schwankten. Er ging von 21,1 cm bis 48,4 cm, also über 27,3 cm.

In den Jahren 1934, 35 und 36 haben wir uns überzeugt, daß diese starken Unterschiede im Längenwachstum jeweils im August auftreten. Ein Teil der Buchen macht um diese Zeit, ähnlich wie Fichten und Tannen gegen Ende September, einen stoßartigen Trieb. Bei 23 ausgeschlemmten Buchen konnten wir am 20. August denselben 5mal, also bei 22 % beobachten.

Bereits Ende November waren die Hauptwurzeln aller Buchen, auch vieler von denen, die sehr stark ausgetrieben hatten, vollständig verholzt.

Im zweiten und dritten Jahr ist das Wachstum der Hauptwurzel geringer. Es beträgt bei beiden Ausbildungsformen nur noch 8 bis 14 cm. Vor Beginn des Winters ist die Verholzung bis in die Wurzelspitze fortgeschritten.

Die Eiche.

Beim Austreiben der Stammknospe hatte die Hauptwurzel der Eiche bereits eine Länge von durchschnittlich 26,7 cm erreicht (20 Messungen). Die Werte schwankten zwischen 18,4 cm und 34,7 cm.

Auf ihrem natürlichen Standort in der Rheinebene wächst die Hauptwurzel der Stieleiche so weit in die Tiefe, daß es uns nicht gelang im Oktober unverholzte Hauptwurzeln in genügender Anzahl auszuschlemmen.

Mit Sicherheit konnte jedoch festgestellt werden, daß, ebenso wie bei der Buche, zahlreiche Hauptwurzeln im August einen starken Trieb gemacht hatten. Während bei der Buche 22 % der untersuchten Wurzeln diesen starken Trieb aufwiesen, konnten wir ihn an 27 verletzten Eichen 16 mal, also bei 59 % feststellen.

Im Gegensatz zur Buche fanden sich aber, in der Rheinebene, auch im Frühjahr bei allen Eichen mit dem langen Sommertrieb noch 2—6 cm lange unverholzte Wurzelspitzen. Jene Eichen, die im August nicht mehr so auffallend ausgetrieben hatten, waren dagegen bereits im Oktober bis in die Wurzelspitzen verholzt.

Im zweiten und dritten Jahr wächst die Hauptwurzel der Eiche auf zusagendem Boden durchwegs noch 20—30 cm je Jahr in die Tiefe. Aus den Bruchstücken von Hauptwurzeln konnten wir einwandfrei feststellen, daß die Verholzung dann wesentlich langsamer fortschreitet als bei der einjährigen Eiche oder Buche. Im Frühjahr fanden sich bei allen untersuchten älteren Eichen noch 4—10 cm lange unverholzte vorjährige Hauptwurzeltriebe.

II B.

Die Nebenwurzeln 1. Ordnung.

Die Nebenwurzeln 1. Ordnung entstehen als seitliche Aussprossungen an der Hauptwurzel.

Von ihnen zweigen die Seitenwurzeln 2. Ordnung ab, in derselben Weise wie sie von den Hauptwurzeln. Die Art ihrer Verzweigung wird daher durch die nämlichen Umstände beeinflußt, die bei Besprechung der Hauptwurzel dargelegt wurden.

Die Nebenwurzeln gleichen Grades unterscheiden sich, zu jeder Jahreszeit, sehr stark durch den Grad ihrer Verholzung und den Fortschritt ihres Längenwachstums.

Neben diesen Unterschieden sind sie noch gekennzeichnet durch den Ablaufwinkel von der Hauptwurzel, der durch die Anordnung und Zahl der Radialplatten festgelegt ist, durch den Winkel, den sie mit der Richtung der Schwerkraft bilden und vor allem durch die Lage ihrer Abgangsstelle an der Hauptwurzel.

Dieser Abschnitt gliedert sich daher in eine Untersuchung:

1. Der baulichen Verschiedenheiten der Nebenwurzeln 1. Ordnung und ihres Wachstumsganges,
2. ihres Ablaufwinkels,
3. ihres geotropischen Grenzwinkels und
4. ihrer Verteilung an der Hauptwurzel, ihrer Zahl und Länge.

Im Anschluß daran soll dann

5. die Frage der Heterorhizie besprochen werden.

Es läßt sich nicht umgehen, bei Behandlung mancher Fragen auch die Seitenwurzeln 2. Ordnung schon in diesem Abschnitt zu besprechen.

II B 1.
Die Verschiedenheiten im Bau der Nebenwurzeln 1. Ordnung und in ihrem Wachstumsgang.

Die Erstlingsholzstränge dieser Nebenwurzeln sind ebenso gebaut wie die der Hauptwurzel. Durch ihre Zahl und ihre Lage sind auch bei ihnen die Zeilen für die Aussprossungen nächst höheren Grades — für ihre Tochterwurzeln — festgelegt.

Ein neuer Gesichtspunkt erschließt sich dem Forstmann bei Untersuchung der Nebenwurzeln, wenn er aus einer Anpflanzung, in der sich gleichalter Anflug oder Aufschlag derselben Holzart eingestellt hat, mehrere Pflanzen vorsichtig ausschlemmt. Die künstlich eingebrachten Pflanzen erkennt man an ihren zahlreichen abgestorbenen, fadenartig dünnen, schwärzlichen Seitenwurzeln 1. Ordnung,die allen Pflanzen fehlen, die auf der gleichen Fläche natürlich angekommen sind. Ueber diese Seitenwurzeln einjähriger Buchen schreibt Büsgen: „. . . . man unterscheidet von den Nebenwurzeln bereits solche, denen keine lange Lebensdauer beschieden ist, von andern, die bestimmt sind, dauernde Glieder des Wurzelwerkes zu werden. Das Wurzelwerk erfährt eine Reinigung wie der Stamm (18)". Die Untersuchung der Querschnitte dieser abgestorbenen Seitenwurzeln ergibt stets, daß sie außer den Erstlingsholzplatten fast keine oder nur wenige Holzzellen besitzen.

Mit dem Ausmaß der Verholzung steht der Fortschritt des Längenwachstums in enger Beziehung.

Wir untersuchen daher:

a. Neben der Zahl der Radialplatten auch
b. den Umfang der Verholzung und das Längenwachstum.

II B 1a
Die Zahl der Gefäßplatten in den Seitenwurzeln 1. Ordnung.

Wie bereits erwähnt, entstehen die Seitenwurzeln im Perikambium unmittelbar vor den Xylemsträngen der Mutterwurzel. Die Erstlingsgefäße der Tochterwurzeln schließen dabei unmittelbar an die Gefäßplatten der Mutterwurzeln an.

Ueber ihre Zahl sagt de Bary: „In den Wurzelverzweigungen bleiben sich der Regel nach die Ziffern gleich oder nehmen ab, falls sie höher als 2 waren (13)". Für die Holzpflanzen trifft der Satz in dieser allgemeinen Fassung nicht zu.

Wir betrachten daher die Seitenwurzeln jeder einzelnen Holzart für sich.

Die Fichte.

Von ihnen gibt Noelle an (12), daß sie immer einen diarchen Protoxylemstrang besitzen.

In den folgenden Untersuchungen über die Verholzung der Nebenwurzeln konnten wir stets, wie verschieden auch Länge und Dicke der Seitenwurzeln war, nur 2 Xylemstränge feststellen.

Bei einem noch nicht abgeschlossenen Versuch über die Folgen des Tiefpflanzens haben wir an 2 Fichten jedoch Seitenwurzeln 1. Ordnung mit je 3 Stranganfängen gefunden. Die Entstehungsart dieser Wurzeln ist uns vorerst noch unbekannt. Sie können schon an ihrem Aeußern von den andern Seitenwurzeln unterschieden werden. Sie sind sehr hoch an der Hauptwurzel angesetzt, ihre Außenrinde besteht auch im September noch aus lebenden prallen Zellen, sie sind in der Regel unverzweigt und verlaufen waagrecht im Boden.

Die Kiefer.

Bei der Kiefer konnten wir nur zwei Stranganfänge finden. Nach Noelle unterscheidet sich ja auch Pinus silvestris von den andern Kiefern dadurch, daß alle ihre Seitenwurzeln „niemals mehr als zwei Holzanfänge besitzen (12)".

Liese (8) beobachte auch Seitenwurzeln mit 3 Holzanfängen. Derartige Wurzeln scheinen aber nur selten vorzukommen.

In den Hauptwurzeln findet die Entwicklung der Erstlingsholzstränge so statt, wie von Liese beschrieben wurde (8). In den Seitenwurzeln dagegen werden sehr häufig die vier Arme der zwei Y einzeln angelegt. Eine Seitenwurzel scheint in der Nähe der Wurzelspitze also vier Xylemstränge zu besitzen. Die vier freien Arme der beiden Y-förmigen Xylemstränge werden aber sehr bald durch je 2 größere Gefäße verbunden, worauf die Fußteile der beiden Y bis zur Wurzelachse ausgebildet werden.

Die Anlage von Tochterwurzeln konnte nie beobachtet werden, bevor nicht ein Teil des Fußes gebildet worden war. Die Gefäße einer Seitenwurzel 2. Ordnung schließen an die beiden Arme eines Y an, mit denen sie dann einen Erstlingsharzkanal umkleiden.

Trotz dieser abweichenden Ausbildungsart der Erstlingsgefäßplatten entspricht also auch in den Seitenwurzeln 1. Ordnung der Kiefer — und denjenigen aller höheren Ordnungen — jedem Strang der Mutterwurzel nur eine Zeile, in der Seitenwurzeln im Perikambium entstehen können.

Die Tanne.

Noelle (12) schreibt von ihren Seitenwurzeln 1. Ordnung, daß sie 2 oder 3 Radialplatten besitzen.

Wir fanden nur Seitenwurzeln, die in ihrer ganzen Ausdehnung zwei Xylemstränge angelegt hatten, sowohl bei einjährigen als auch bei mehrjährigen Tannen.

Die Buche.

Die Buche besitzt in ihren Seitenwurzeln 1. Ordnung 4 oder 5, in seltenen Fällen auch 6 Erstlingsholzplatten.

Im Laufe des zweiten Jahres treten aus diesen Wurzeln mit 4 Stranganfängen einige hervor, die besonders im Spätsommer einen längeren Trieb (siehe später) machen. Diese haben zu Anfang September noch 3—4 cm lange unverholzte Wurzelspitzen. Sie besitzen

oben stets 4 Stranganfänge. Im Sommer des 2. Jahres schieben sie oftmals einen fünften Strang ein. Diese 5 Stränge lassen sich dann bis in die Nähe der Wurzelspitze verfolgen.

Ob ihre Zahl beibehalten wird, hängt von dem Wachstum des folgenden Jahres ab. Treibt die Wurzel noch einmal stark aus, so behält sie die 5 Stränge, stockt dagegen ihr Wachstum, was dann der Fall ist, wenn an ihr zahlreiche Seitenwurzeln nächst höherer Ordnung entstehen, so vermindert sich die Strangzahl wiederum auf vier.

Alle Wurzeln, die im Spätsommer nicht mehr austreiben, die also im Herbst eine gedrungene Wurzelspitze aufweisen, haben oben und unten vier Stränge, die vollständig in Sekundärholz eingebettet sind.

Im September hatten von 43 kräftigen Seitenwurzeln 1. Ordnung, die von 15 einjährigen Pflanzen genommen wurden

26 Seitenwurzeln, d. s. 60 % je 4 Holzanfänge und
17 Seitenwurzeln, d. s. 40 % je 5 Holzanfänge.

Die Eiche.

An 28 stärkeren Seitenwurzeln von 10 Eichen konnten im Frühherbst des ersten Jahres folgende Strangzahlen ermittelt werden:

19 Seitenwurzeln, d. s. 68 % hatten je 5 Stränge und
9 Seitenwurzeln, d. s. 32 % hatten je 4 Stränge

sowohl oben als auch unten.

An zwei- und dreijährigen Eichen findet man manchmal Seitenwurzeln mit 8 Stranganfängen. Diese Zahl nimmt jedoch rasch ab. Aus einem 10 cm langen Wurzelstück kann man schon alle Querschnitte gewinnen, die die Verminderung der Strangzahl von 8 auf 7, von 7 auf 6 und 6 auf 5 zeigen. Wie wir wiederholt beobachten konnten, wird das Ausscheiden eines Stranges dadurch eingeleitet, daß er nicht mehr in die Bildung des Sekundärholzes einbezogen wird. Von dieser Stelle an keilt er allmählich aus. Vor ihm entstehen keine neuen Seitenwurzeln mehr.

Ebenso wie bei der Buche haben auch bei der Eiche alle starken Seitenwurzeln 1. Ordnung mehr als vier Stränge.

II B 1 b. Verholzung und Längenwachstum der Seitenwurzeln 1. Ordnung.

Wie bereits erwähnt, wirkt sich die Verholzung am auffälligsten aus beim Verpflanzen.

Der Unterschied in der Verholzung der einzelnen Seitenwurzeln tritt auch sehr scharf hervor, wenn man Pflanzen im Frühherbst ausgräbt. Man findet dann stets eine mehr oder minder große Anzahl von Wurzeln, die sich durch besonders lange unverholzte Triebe auszeichnen. Die Fähigkeit derartige Triebe im Spätjahr oder Frühling zu bilden, scheint von der Länge und dem Durchmesser einer Wurzel unabhängig zu sein. Stets fanden wir aber, daß solche Wurzeln bis zu jener Stelle, von welcher sie als junge Triebe durch ihre pralle Rinde erkennbar sind, stark verholzt waren.

An Pflanzen, die in ihrer oberirdischen Entwicklung zurückgeblieben sind, kann immer beobachtet werden, daß das Wachstum erst dann „in Zug“ kommt, wenn im Spätsommer des vorhergehenden Jahres derartige Triebe ausgebildet worden sind.

Die Seitenwurzeln unserer Holzarten wachsen vor allem im Frühjahr und Spätsommer (vergl. 17). Während des Sommers und im Winter schreitet die Verholzung bis in die Nähe der Wurzelspitze vor.

Die meisten Seitenwurzeln bilden fast kein Sekundärholz. Diese Wurzeln bleiben dünn und sterben spätestens nach Verlauf zweier Jahre ab. Am Ausbau des Wurzelwerkes sind sie nur unwesentlich beteiligt. Sie fehlen der Tanne fast vollständig. In der Wurzeltracht der Fichte dagegen übertreffen sie die Zahl der verholzenden Seitenwurzeln um ein Vielfaches. Bei der Kiefer hingegen herrschen die verholzten Seitenwurzeln vor. Im Wurzelwerk der Buche und Eiche schwankt ihr Anteil, je nach der Ausbildung der Hauptwurzel.

Je mehr unverholzte Seitenwurzeln in einem Wurzelwerk vorhanden sind, desto auffälliger und stärker ist die im zweiten und dritten Jahr auch bei ungestörtem Wachstum stets einsetzende „Reinigung“ der Wurzeltracht.

Die stoßartig gewachsenen Seitenwurzeltriebe sind bei allen Holzarten dadurch morphologisch gekennzeichnet, daß ihre Verholzung bis zum kommenden Frühjahr die Wurzelspitze noch nicht erreicht hat. Gegen Lageänderungen, wie sie das Verpflanzen mit sich bringt, sind sie, wie alle unverholzten Wurzeln, außerordentlich empfindlich (s. Abschn. III B 2b).

Die Verholzung der Seitenwurzeln und das stoßartige Längenwachstum einzelner von ihnen, sind bei unseren Holzarten so verschieden und von äußeren Einflüssen derart unabhängig, daß sie als Arteigentümlichkeiten angesehen werden können. Düngung und Bodenbearbeitung fördern die Verholzung und begünstigen das stoßartige Austreiben. Sie ändern aber nicht den für jede Holzart kennzeichnenden Verlauf.

Die Fichte.

Zur Untersuchung wurden nach Abschluß des ersten Jahreswachstums (Ende September) 47 Seitenwurzeln ausgewählt, die sich in Bezug auf Länge, Durchmesser und Abgangsstelle stark unterschieden. Von ihnen hatten in der Mitte

21 Seitenwurzeln, d. s. 45 % keinen Holzring und
26 Seitenwurzeln, d. s. 55 % einen Holzring gebildet.

Bei den verholzten Seitenwurzeln waren im Durchschnitt 5 (3—9) Lagen Holzzellen auf jeder Seite gebildet worden.

Ein Zusammenhang zwischen Verholzung, Durchmesser oder Abgangsstelle konnte nicht beobachtet werden. Zwar hatten die längeren Wurzeln häufiger Holz gebildet als die kurzen, es fanden sich aber auch kurze Seitenwurzeln mit sehr starker Verholzung.

Wesentlich einheitlicher treten die Beziehungen zwischen Verholzung und Abgangsstelle hervor, wenn man die bereits beschriebene Entwicklung der Hauptwurzel berücksichtigt.

Bei Fichten mit kurzer Hauptwurzel und einigen langen Seitenwurzeln hatten die längeren Seitenwurzeln stets einen geschlossenen Holzring in der Mitte gebildet.

Von 17 der kürzesten Seitenwurzeln, deren Abgangsstelle bis 5 cm unterhalb des Wurzelhalses lag und die von 9 Pflanzen gewonnen wurden, hatten

13 Seitenwurzeln, d. s. 76 % einen Holzring und
4 Seitenwurzeln, d. s. 24 % keinen Holzring gebildet.

Unter den 13 verholzten Seitenwurzeln fanden sich auch auffallend kurze.

Bei Fichten mit langer Hauptwurzel dagegen hatten auch die längsten Seitenwurzeln in ihrer Mitte durchaus nicht immer Sekundärholz angelegt.

Unter den 27 längsten Seitenwurzeln von 20 Pflanzen fanden sich

6 Seitenwurzeln, d. s. 22 % mit einen Holzring und
21 Seitenwurzeln, d. s. 78 % ohne Holzring.

Lagen die Abgangsstellen dagegen tiefer als 5 cm unter dem Wurzelhals, so konnte bei den nämlichen Pflanzen beobachtet werden, daß bei Fichten mit kurzer Hauptwurzel von 15 Seitenwurzeln

4 Seitenwurzeln, d. s. 27 % einen Holzring und
11 Seitenwurzeln, d. s. 73 % keinen Holzring

gebildet hatten.

Bei 20 Seitenwurzeln von Fichten mit langer Hauptwurzel dagegen haten

7 Stück, d. s. 35 % einen Holzring und
13 Stück, d. s. 65 % keinen Holzring angelegt.

Betrachtet man die beiden Ausbildungsformen der Fichte unter Berücksichtigung der Ergebnisse vorstehender Zählungen, so ergibt sich: Bei Fichten mit kurzer Hauptwurzel überwiegen die verholzten Seitenwurzeln im oberen Teil der Hauptwurzel, im unteren Teil der Hauptwurzel dagegen herrschen die unverholzten Seitenwurzeln vor.

Im Frühjahr ihres zweiten Lebensjahres sind bei Fichten mit kurzer Hauptwurzel fast alle Seitenwurzeln 1. Ordnung verholzt, bei Fichten mit langer Hauptwurzel dagegen noch nicht.

Am Ende des 2. Jahres (Anfang Oktober) hat sich das Verhältnis von verholzten zu unverholzten Wurzeln in den beiden ausgeschiedenen Wurzeltrachten nicht geändert. Erst im Laufe des dritten Jahres überwiegen auch bei den Fichten mit langer Hauptwurzel die verholzten Seitenwurzeln.

Die Mehrzahl der Seitenwurzeln 1jähriger Fichten, sowohl in Wurzeltrachten mit kurzer als auch in Wurzeltrachten mit langer Hauptwurzel, wächst im Frühjahr und im Spätsommer gleichmäßig in die Länge. Einige von ihnen machen jedoch im Spätsommer einen starken, oft 5—12 cm langen, an seiner hellen Farbe und prallen Rinde stets erkennbaren Trieb, dessen Spitze im kommenden Frühjahr fast immer auf eine Länge von 3—7 cm noch nicht verholzt ist. Derartige Wurzeln treiben in diesem Frühjahr noch einmal stark aus.

Die Ausgestaltung einer Wurzeltracht hängt sehr wesentlich von

der Zahl dieser Triebe ab. Sie fehlen in Wurzeltrachten mit langer Hauptwurzel im ersten Jahre vollständig, im zweiten Jahr treten sie sehr spärlich auf und erst im dritten Frühjahr, häufig erst im folgenden Spätsommer, können sie in größerer Zahl beobachtet werden. Dann sind sie, ebenso wie die stärker verholzten Seitenwurzeln, auf die gesamte Länge der Hauptwurzel verteilt. Bei Fichten mit kurzer Hauptwurzel treten bereits im ersten Spätsommer 1—3 derartige Triebe auf. Im zweiten und dritten Jahr nimmt ihre Zahl stets zu. Mit größter Regelmäßigkeit machen fast alle oberen Seitenwurzeln in den ersten zwei Jahren einmal einen solchen Trieb.

Die Tanne.

Bei einjährigen Tannen konnten zu Anfang September die gleichen Verhältnisse beobachtet werden wie sie bei der Fichte beschrieben wurden.

Während aber bei der Fichte im Laufe des Herbstes die Verholzung nur sehr langsam fortschreitet, sind bei der Tanne bereits zu Anfang Dezember alle Seitenwurzeln 1. Ordnung nicht nur in der Mitte, sondern bis in die unmittelbare Nähe der Wurzelspitze mehr oder weniger stark verholzt. Auf jeder Seite der beiden Erstlingsholzplatten lassen sich mindestens 4 Lagen Sekundärholz ermitteln. In dieser Beziehung gleichen sich die Seitenwurzeln der beiden durch die Längenentwicklung ihrer Hauptwurzel gekennzeichneten Wurzeltrachten.

Folgender Versuch stützt die Ansicht, daß der Fortschritt der Verholzung als Arteigentümlichkeit anzusehen ist: Auf frischem Sandboden wurden 2 Beete abgeteilt, von denen das eine mit Fichten-, das andere mit Tannensamen besät wurde. Die Seitenwurzeln aller ausgehobenen Tannen waren am 5. Dezember 1934 bis nahezu in die Spitze verholzt, die Seitenwurzeln der Fichten jedoch nicht. Am 19. Februar 1935 fanden sich in den Wurzeltrachten der ausgehobenen Fichten noch zahlreiche größere Seitenwurzeln mit 2—7 cm langen unverholzten Enden.

Auch bei zwei und dreijährigen Tannen schreitet die Verholzung aller Seitenwurzeln sehr rasch und gleichmäßig voran. Sie sind fast immer vor Eintritt des Winters bis in die Spitze verholzt.

Diese auffallend gleichmäßige Verholzung ist auch die Ursache, warum bei der Tanne eine „Reinigung" der Wurzeltracht, d. h. ein Ausscheiden der unverholzten Seitenwurzeln in den beiden ersten Jahren, im Gegensatz zur Fichte, unterbleibt.

Das Längenwachstum der Seitenwurzeln ist auffallend gleichmäßig. Nur in gut gedüngten Beeten machen eine oder 2 Seitenwurzeln bei einjährigen Tannen im Herbst einen starken Längstrieb. Auch an zweijährigen Tannen können diese Triebe nur vereinzelt beobachtet werden. Erst im Spätsommer ihres dritten Wuchsjahres treten sie in größerer Zahl auf. Im folgenden Frühjahr sind auch diese Triebe bis in die Spitze verholzt.

Die Kiefer.

Die Seitenwurzeln einjähriger Kiefern sind vor Beginn des neuen Austriebs im Frühjahr zum größten Teil bis in die Nähe der Wur-

zelspitze verholzt. Ein geringer Hundertsatz der Seitenwurzeln, ungefähr 25 %, sind in der Verholzung sehr auffallend zurückgeblieben. Im Laufe des zweiten und dritten Jahres sterben diese fadenartig dünnen Seitenwurzeln fast immer ab.

Mit der Erstarkung der Wurzeltracht vollzieht sich die Verholzung ebenso wie bei der Fichte: Man findet zu Beginn des neuen Austriebs im Frühjahr, immer mehr Seitenwurzeln, die noch nicht bis in die Spitze verholzt sind. Trotzdem die Längenentwicklung der Seitenwurzeln einjähriger Kiefern sehr verschieden ist, läßt sich ein Zusammenhang zwischen Länge der Seitenwurzeln und dem Grad und Fortschritt ihrer Verholzung nicht feststellen. Auch unter den kleinsten Seitenwurzeln finden sich zahlreiche, die bis in die Spitze verholzt sind.

Die Nebenwurzeln 1. Ordnung der Kiefer wachsen außerordentlich rasch in die Länge. Bereits im Herbst des ersten Jahres können in jedem Wurzelwerk einige Seitenwurzeln beobachtet werden, die stoßartig einen langen Trieb gemacht haben. Im Laufe des nächsten Jahres nimmt die Zahl dieser Triebe immer mehr zu.

Die Buche und Eiche.

Bei den Laubhölzern tritt ein Zusammenhang zwischen der Abgangsstelle der Seitenwurzeln, ihrer Verholzung und ihrem Längenwachstum sehr scharf hervor.

Bei Buche und Eiche sind die oberen Seitenwurzeln im Oktober des ersten Wachstumsjahres ohne Ausnahme verholzt. 48 der kürzesten Seitenwurzeln von 7 Buchen hatten um diese Zeit bis in die Nähe ihrer Wurzelspitze ohne Ausnahme einen geschlossenen Holzring gebildet. Die Zahl der ursprünglich vorhandenen Erstlingsgefäßplatten war kaum mehr zu erkennen.

Wurden diese Seitenwurzeln jedoch von Buchen entnommen, deren Hauptwurzel, wie beschrieben (Abschn. II A 2), im August einen starken Trieb gemacht hatte, so zeigte sich, daß die Verholzung aller Seitenwurzeln, die unmittelbar (2 — 5 cm) oberhalb des von Seitenwurzeln freien Stücks (siehe später) entsprungen waren, durchaus nicht so gleichmäßig fortgeschritten war. Unter den 50 längsten dieser Seitenwurzeln von 10 Buchen fanden sich

nur 16, d. s. 32 % die einen Holzring hatten,
aber 34, d. s. 68 % die keinen Holzring in der Mitte

aufwiesen.

Bei Buchen, deren Hauptwurzel im Laufe des ersten Jahres stetig in die Länge gewachsen war, wurde festgestellt, daß die Verholzung der Seitenwurzeln von oben nach unten abnahm. Die oberen Seitenwurzeln waren vollständig verholzt, die unteren Seitenwurzeln dagegen hatten nur auf ein Fünftel bis ein Drittel ihrer Länge Holzzellen angelegt.

War dagegen ein von Seitenwurzeln freies Stück nach stoßartigem Wachstum im August gebildet worden, so wiesen die darunter entsprungenen Wurzeln neben einer größeren Länge auch noch eine

stärkere Verholzung auf. Von 63 solcher Wurzeln (von 7 Pflanzen) hatten, 1,5 cm hinter ihrer Wurzelspitze,

43, d. s. 68 % einen geschlossenen Holzring gebildet, bei

20, d. s. 32 % waren dagegen auf dem ganzen Querschnitt nur einige Häufchen Holz angelegt worden.

Zieht man nun noch in Betracht, daß solche Seitenwurzeln stets wesentlich jünger sind als die oberen, nicht verholzten, so kann man daraus folgern, daß dieser Fortschritt der Verholzung nicht vom Alter der Wurzeln abhängt, sondern daß er einer Arteigentümlichkeit entspricht.

An der Eiche konnten die gleichen Verhältnisse beobachtet werden.

Bei der Untersuchung der Seitenwurzelenden, sowohl zwei- als auch dreijähriger Eichen und Buchen im Herbst, wurde festgestellt, daß alle Seitenwurzeln, die unterhalb des von Seitenwurzeln freien Stücks der Hauptwurzel entsprungen waren, fast ohne Ausnahme bis in die Nähe ihrer Spitze verholzt waren. Unter den oberen Seitenwurzeln fanden sich, ebenso wie bei den Nadelhölzern, stets zahlreiche Endtriebe ohne Holzbildung bei Beginn des neuen Austriebs im Frühjahr.

Auch bei Buche und Eiche findet man im ersten Jahr einige Seitenwurzeln, die im Spätsommer einen starken Trieb machen. Im zweiten und dritten Jahr nimmt ihre Zahl stets zu.

Derartige Triebe scheinen aber in denjenigen einjährigen Wurzeltrachten zu fehlen, deren Hauptwurzeln im August in der beschriebenen Art in die Länge wachsen (Abschn. II A 2). Im zweiten und dritten Jahr treiben in solchen Wurzeltrachten hauptsächlich die unteren Seitenwurzeln in dieser Art aus. Diese vorwüchsigen Seitenwurzeln werden dann Herzwurzeln genannt.

II B 2. Der Ablaufwinkel der Seitenwurzeln 1. und höherer Ordnung.

Durch die Zahl der Erstlingsgefäßplatten ist die Zahl der Zeilen festgelegt, auf denen die Tochterwurzeln aus ihrer Mutterwurzel hervorbrechen. Die beschriebene Annäherung eines Stranges an einen benachbarten und die daraufhin erfolgende Zusammenlagerung oder das Auskeilen je eines Stranges stören die Regelmäßigkeit im Verlauf dieser Zeilen nicht. Bei allen Untersuchungen war immer zu beobachten, daß vor einer Gefäßplatte keine Seitenwurzeln mehr austreiben, wenn diese aus ihrer regelmäßigen Lage in Bezug auf die andern Gefäßplatten, abgebogen ist.

Durch diese Zeilen ist aber nicht nur der Ort des Austreibens der Seitenwurzeln festgelegt, sondern auch die Richtung in der sie sich im Erdboden ausbreiten.

Noll hat als Erster eine „Eigentümlichkeit in der Wuchsrichtung der Seitenwurzeln" beobachtet und mit Außenwendigkeit bezeichnet (Exotropie), die darin besteht, daß die von ihrer Mutterwurzel ablaufenden Seitenwurzeln in der Richtung des Wurzeldurchmessers weiter wachsen und bei Ablenkung durch Hindernisse wieder in diese

Richtung einschwenken (19). Ferner stellte er fest: „Bei den Nebenwurzeln höherer Ordnung überwiegt die Exotropie immer mehr den Geotropismus, sie streben alle radial von ihrer Mutterwurzel aus und kehren nach jeder Ablenkung wieder in die radiale Richtung zurück".

Den Winkel, den die Wuchsrichtung zweier Seitenwurzeln einschließt, die aus benachbarten Gefäßplatten entspringen, kann man als Ablaufwinkel bezeichnen. Liese nennt ihn in seinen Untersuchungen über die Kiefer auch Divergenzwinkel (8).

Aus den Untersuchungsergebnissen über die Zahl der Erstlingsholzplatten in den Hauptwurzeln geht hervor, daß die Ablaufwinkel für die oberen Seitenwurzeln betragen:

Für die Fichte	120 und 90 Grad,
für die Tanne	90 und 72 Grad,
für die Kiefer	120 und 90 Grad (180 Grad),
für die Buche	90 und 45 Grad und
für die Eiche	90, 60, 51,4 und 45 Grad.

Im unteren Teil der Hauptwurzel wird der Ablaufwinkel infolge Abnahme der Gefäßplatten größer, bei den Nadelhölzern erreicht er 180 Grad, bei den Laubhölzern dagegen nur 90 Grad.

Bei einem Ablaufwinkel von 180 Grad liegen die Seitenwurzeln in einer Ebene, wodurch die bekannte fächerförmige Anordnung der Seitenwurzeln im untern Teil der Hauptwurzel bei den Nadelhölzern bedingt ist.

Wer seinen Blick durch derartige Beobachtungen geschult hat, sieht z. B. bei einer Fichte mit langer Hauptwurzel sehr deutlich die Stelle von der an die Seitenwurzeln 1. Ordnung, die oben einen Winkel von 120 oder 90 Grad bilden, plötzlich in einen Ablaufwinkel von 180 Grad übergehen.

Die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung haben einen Ablaufwinkel

bei den Nadelhölzern von 180 Grad und
bei den Laubhölzern von 90 und 72 Grad.

In der Verteilung der Tochterwurzeln auf die einzelnen Zeilen einer Mutterwurzel scheint keine Regelmäßigkeit zu herrschen. Man kann wahrnehmen, daß manchmal 3 und 4 aufeinander folgende Seitenwurzeln aus einer Zeile ablaufen. Bei Untersuchung des Seitenwurzelverlaufs in der Nähe von Wundflächen kann jedoch nicht übersehen werden, daß die nahe zusammengedrängten Seitenwurzeln sehr regelmäßig auf die Zahl der vorhandenen Zeilen verteilt sind. Wird z. B. eine Eichenhauptwurzel mit 8 Erstlingsgefäßplatten quer durchschnitten und treiben oberhalb der Schnittfläche 4 Seitenwurzeln aus, so schließen je 2 benachbarte Seitenwurzeln stets einen Winkel von 90 Grad ein. Sie sind, wie aus Querschnitten eindeutig hervorgeht, vor der ersten, dritten, fünften und siebten Zeile entstanden. (Weitere Möglichkeiten siehe Abschn. III a 3 a x). Sie sind also in größtmöglichem Abstand von einander angelegt.

Hat man dieses Stellungsgesetz in der Anlage der Seitenwurzeln beim Studium der Folgen von Verwundungen erkannt, so entdeckt man es auch bei unverletzten Wurzeln, wenn nur die Seitenwurzeln

auf sehr nahe beieinander liegenden Querschnitten entspringen. Je mehr die aufeinanderfolgenden Seitenwurzeln aber auseinander rücken, desto stärker werden andere Einflüsse auf den Ort ihrer Entstehung.

Dem Einwand, daß die Umwelteinflüsse (Wassergehalt, Nährstoffverteilung) die Folgen dieser Eigenschaften verwischen würden, daß sie beim entgültigen Ausbau des Wurzelgerüstes nicht mehr in Erscheinung träten und daß somit der Kenntnis der Erstlingsholzplatten und der Ablaufwinkel nur geringe Bedeutung beikomme, wollen wir hier nur die Beobachtung entgegenhalten, daß die Regelmäßigkeit im groben Wurzelgerüst eines Baumes mehr durch das einseitige Dickenwachstum der obersten Wurzeln und durch äußere Hindernisse gestört wird, als durch Nährstoff- und Wasserverteilung im Boden.

Wo das Dickenwachstum weniger stark war, ist auch beim alten Baum die ursprüngliche, durch die Zahl der Erstlingsholzgefäße und die Außenwendigkeit festgelegte Richtung der Seitenwurzeln 1. Ordnung noch zu erkennen. Die bekannte Fächerform des tieferen Wurzelgerüstes der Kiefer ist eine Folge des Ablaufwinkels der Seitenwurzeln von 180 Grad (vergl. 8). Ebenso ist die Lage der „Absenker" bei der Fichte durch den Verlauf der Erstlingsgefäßplatten und nicht durch den höheren Feuchtigkeitsgehalt auf der Unterseite ihrer, gewöhnlich waagrecht verlaufenden Mutterwurzeln oder durch den bekannten Reiz der Schwerkraft bedingt, der das Austreiben und das Wachstum der Wurzeln, die auf der Unterseite einer andern entstanden sind, stets fördert.

Diese Absenker entstehen als Seitenwurzeln 2. Ordnung bei allen Nadelhölzern. Sie sind auf der Unterseite ihrer Mutterwurzeln in e i n e r Zeile angeordnet und verlaufen lotrecht in die Tiefe. Ihr Entstehungsort ist durch den Gewebeaufbau ihrer Mutterwurzel festgelegt. Die Mutterwurzel ist gewöhnlich eine waagrecht verlaufende Seitenwurzel 1. Ordnung. Diese besitzt stets nur 2 Xylemstränge. Beide schließen an einen einzigen lotrecht verlaufenden Strang der Hauptwurzel an. Sie liegen daher ebenfalls in einer lotrechten Ebene. Die Ursprungsstellen für die Tochterwurzeln liegen also auf ihrer Ober- und Unterseite. Auf diesen beiden Seiten treiben auch Wurzeln aus. Die auf der Oberseite angelegten Wurzeln bleiben stets im Wachstum zurück. Im trockenen Sommer 1934 starben sie in der Rheinebene an jungen Fichten plötzlich ab. Beim älteren Baum sind schließlich nur noch die auf der Unterseite angelegten Seitenwurzeln, die „Absenker" vorhanden.

Aehnliche Wurzeln konnten auch bei den Laubhölzern beobachtet werden. Die waagrecht streichenden Seitenwurzeln 1. Ordnung, die Mutterwurzeln der Absenker, haben entweder vier oder fünf Radialplatten. Die Tochterwurzeln die aus den unteren beiden Zeilen entspringen, erfahren die gleiche Förderung wie die von e i n e r Zeile in die Tiefe laufenden Absenker der Nadelhölzer.

Auch aus diesen, jedem Forstmann bekannten Erscheinungen, geht überzeugend die Wichtigkeit der beschriebenen Arteigentümlichkeiten der Wurzeln hervor.

II B 3 Der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln 1. und höherer Ordnung.

Mit der Richtung der Schwerkraft bilden die Seitenwurzeln 1. Ordnung einen mehr oder weniger spitzen Winkel, „nach dessen Erreichung die geotropische Krümmung an der Wurzelspitze aufhört (20)". Sachs hat ihn geotropischen Grenzwinkel genannt (20).

Dieser Winkel wird durch die Standortsverhältnisse so stark beeinflußt, daß er nur bei einer bestimmten Art von Wurzeln, bei den Herzwurzeln der Buche und Eiche, scharf und in hohem Grade unabhängig vom Standort, hervortritt.

Sachs hat gefunden, dass „die Größe des Grenzwinkels als eine Art Maß für die Fähigkeit der Wurzeln zum Geotropismus" betrachtet werden kann (20). Nach seinen Untersuchungen sind Wurzeln mit kleinem Grenzwinkel stärker geotropisch veranlagt, als Wurzeln mit großem Grenzwinkel.

Gegen plötzliche Veränderungen ihres geotropischen Grenzwinkels, wie sie als Lageänderungen beim Verpflanzen auftreten, sind die Wurzeln gleicher Ordnung der einzelnen Holzarten in verschiedenem Maße empfindlich (siehe später). Der Unterschied in dieser Beziehung ist größer, als der annähernd gleichartige Verlauf der Wurzeln aller Holzarten, vermuten läßt.

Der Forstmann kann nur durch Rückschlüsse aus dem Verhalten versetzter Pflanzen einen Einblick in das Wesen dieser Eigenschaft und ihres Einflusses auf den Ausbau einer Wurzeltracht gewinnen.

Für die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung gilt, wie bereits angeführt, daß die Außenwendigkeit immer mehr die Einwirkungen der Schwerkraft überwiegt (19).

Die Fichte

Der Winkel, den die Seitenwurzeln 1. Ordnung der Fichte mit der Richtung des Lotes einschließen, schwankt im allgemeinen um 75 Grad.

Sehr auffallend ist der Unterschied im geotropischen Grenzwinkel der Nebenwurzeln 2. Ordnung. Der größte Teil dieser Wurzeln treibt senkrecht zur Oberfläche der Mutterwurzel aus (vergl. Abb. 5, rechts). Sie stellen ihr Längenwachstum früh ein. Auf ihre Wuchsrichtung scheint die Schwerkraft keinen Einfluß zu haben. Sie biegen bald in die Richtung des Nährstoffgefälles ein.

Einige Nebenwurzeln 2. Ordnung verlaufen jedoch in einem bestimmten Winkel zum Lot. Dies kann aus dem Verhalten derjenigen von ihnen geschlossen werden, die auf der Oberseite einer Seitenwurzel 1. Ordnung entspringen. Denn diese biegen stets in einem scharfen Bogen nach abwärts und verlaufen ungefähr in Richtung der Seitenwurzeln 1. Ordnung. Sie kommen in jeder Wurzeltracht zwei- und mehrjähriger Pflanzen vor. Durch wiederholte Beobachtungen an der schiefen Glaswand des Sachs'schen Keimkastens haben wir uns davon überzeugt, daß sie jedoch nur auftreten, wenn das Wachstum ihrer Mutterwurzel stockt. Bereits im Juli ihres Entstehungsjahres können sie bei dreijährigen Fichten Längen von 5 bis

9 cm erreicht haben (35 Messungen). Im Jahr ihres Entstehens verzweigen sie sich nicht.

Diese Ausführungen gelten auch für die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung der Tanne und Kiefer.

Die Tanne.

Der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln 1. Ordnung beträgt 80—85 Grad. Er ist stets größer als bei Fichte und Kiefer.

Die oberen Seitenwurzeln bilden mit dem Lot einen Winkel von ungefähr 80 Grad. Die unteren dagegen stehen im ersten Jahr fast senkrecht von der Hauptwurzel ab (vergl. Abb. 2). Ihr weiteres Wachstum verläuft in einem flachen Bogen, dessen Sehne mit der Lotrechten einen Winkel von ungefähr 80—85 Grad einschließt.

Mit dieser Beobachtung scheint die bekannte Tatsache, daß die Tanne ein Tiefwurzler ist, in Widerspruch zu stehen. Man kann in Stangen- und Althölzern sich leicht überzeugen, daß die Tanne in Tiefen noch Seitenwurzeln besitzt, in denen die Hauptwurzel der Kiefer nur auf gewissen Standorten, die der Fichte nie mehr verzweigt ist. Diese sich scheinbar widersprechenden Beobachtungen klären sich zwanglos, wenn man berücksichtigt, daß das Hauptwurzelwachstum der Tanne länger anhält und daß bei der Tanne die stark vorwüchsigen Seitenwurzeln, die den Strom der Bildungssäfte ganz an sich reißen und dadurch das Wachstum der Hauptwurzel hemmen (siehe später), sehr selten vorkommen. Die tief abstreichenden Seitenwurzeln der Tanne sind also nicht mit einem kleinen Grenzwinkel in die Tiefe gewachsen, sondern dort mit dem gleichen großen Grenzwinkel angelegt worden, wie die oberen Seitenwurzeln.

Die Kiefer.

Der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln 1. Ordnung wird von oben nach unten stets kleiner. Bei den oberen Seitenwurzeln beträgt er fast 90 Grad, bei den jüngeren nimmt er ab bis auf ungefähr 60 Grad.

Die Eiche und Buche.

Alle Eichen und Buchen, die sich nach Abschluß des ersten Wuchsjahres durch ein von Seitenwurzeln freies Stück der Hauptwurzel von den andern unterscheiden (vergl. Abb. 3 u. 4), tragen unterhalb desselben Seitenwurzeln mit einem auffallend kleinen geotropischen Grenzwinkel. Der Uebergang von den oberen großen zu den unteren kleinen Grenzwinkeln erfolgt unvermittelt. Man kann diese Unterschiede auf trockenem Boden ebenso ausgeprägt beobachten wie auf nassem Boden. Auch wenn beide Holzarten mit ihrer Hauptwurzel in hoch anstehendes, aber fließendes Grundwasser an Bachufern eingedrungen sind, entstehen solche Wurzeln mit dem kleinen Winkel zum Lot. Aus dieser Beobachtung kann geschlossen werden, daß nicht die Richtung des Feuchtigkeitsgefälles die Verkleinerung dieses Winkels veranlaßt hat. Denn auf dem nämlichen Standort wachsen auch Eichen, deren Hauptwurzel kein von Seitenwurzeln freies Stück besitzt. Ein Unterschied in der Größe des

geotropischen Grenzwinkels zwischen den oberen und den unteren Seitenwurzeln dieser Pflanzen kann jedoch nicht wahrgenommen werden.

Bei einer einjährigen Traubeneiche, die in lockerem feuchtem Sand erwachsen war, wurden die Grenzwinkel der einzelnen Wurzeln im Boden so genau wie möglich gemessen. Er betrug bei 11 der stärksten und längsten oberen Seitenwurzeln 1. Ordnung im Durchschnitt 68 Grad (51—90 Grad). Bei Seitenwurzeln, die durch ein von Seitenwurzeln freies Stück von den andern getrennt waren, betrug er im Durchschnitt 36 Grad (20—48 Grad).

Die Nebenwurzeln 2. Ordnung, die an Herzwurzeln, sowohl bei Buchen als auch bei Eichen entstehen, lassen deutlich erkennen, daß sie in ihrer Wuchsrichtung mehr durch die Wirkung der Schwerkraft, als durch die Nährstoffverteilung und Außenwendigkeit beeinflußt sind. Dies tritt sehr scharf hervor, wenn man die Verzweigung einer Herzwurzel mit derjenigen einer sonstigen starken Seitenwurzel 1. Ordnung vergleicht. Seitenwurzeln 2. Ordnung laufen an einer Herzwurzel ebenso regelmäßig, insbesondere in bestimmten Winkeln ab, wie die Seitenwurzeln 1. Ordnung von einer Hauptwurzel, nur mit dem Unterschied, daß die Mittellinie dieser Winkel die bereits schräg nach abwärts verlaufende Herzwurzel darstellt. Herzwurzeln wachsen nach unseren vorstehend dargelegten Ermittlungen mit einem Winkel von ungefähr 35 Grad in die Tiefe. Ihre Tochterwurzeln laufen von ihnen, auf ihre Wuchsrichtung als Mittellinie bezogen, ebenfalls in einem Winkel von 30—40 Grad ab.

Durch diese Eigenschaft als Mutterwurzel unterscheiden sich die Herzwurzeln sehr scharf von den übrigen Seitenwurzeln 1. Ordnung. Die Abzweigungen einer Herzwurzel sind also ebenso regelmäßig im Boden gelagert, wie die Abzweigungen einer Hauptwurzel, sehr im Gegensatz zu den übrigen Seitenwurzeln 2. Ordnung, in deren Wuchsrichtung auch bei den Laubhölzern die Außenwendigkeit vorherrscht.

II B 4. Die Zahl und Länge der Seitenwurzeln 1. Ordnung und ihre Verteilung an der Hauptwurzel.

Wer das Wurzelwerk der einzelnen Holzarten durch Ausschlemmen wiederholt bloßgelegt hat, weiß, daß die Wurzeltracht einer Holzart ebenso kennzeichnende Züge aufweist wie die Krone eines Baumes. Die Uebereinstimmung in den Wurzeltrachten aller Angehögen einer Art beruht in der gleichartigen Verteilung der Seitenwurzeln 1. Ordnung auf die Länge der Hauptwurzel. Die einzelnen Holzarten unterscheiden sich vor allem durch die Zahl ihrer Seitenwurzeln 1. Ordnung, durch deren Länge und insbesondere die Längenabnahme derselben gegen die Spitze der Hauptwurzel.

Diese Beobachtungen sind es, die bei Tanne und Fichte zur Vermutung führen, daß am Ende des ersten Wachstumsjahres zwei Ausbildungsformen vorkommen und daß bei Buche und Eiche in der Nähe der Wurzelspitze besondere Arten von Nebenwurzeln auftreten.

Zur Beschreibung in diesem Abschnitt wurde für jede Holzart ein Wurzelwerk gewählt, das dem, aus zahlreichen Beobachtungen gewonnenen Bild einer für die Holzart kennzeichnenden Wurzeltracht, möglichst nahe kam. Die Pflanzen wurden Ende September aus Anflug oder Aufschlag ausgeschlemmt. Die glasklaren Wurzelspitzen waren vollzählig vorhanden.

In Abschnitt II B 2 wurde bereits dargelegt, daß eine regelmäßige Verteilung der Seitenwurzeln auf die einzelnen, durch die Erstlingsgefäßplatten festgelegten Zeilen nur dann eintritt, wenn die Seitenwurzeln sehr nahe beisammen entspringen.

Die Seitenwurzeln der Fichte.

Die Verteilung der Nebenwurzeln auf die Länge der Hauptwurzel ist bis zu jener Stelle, wo die Verminderung der Strangzahlen einsetzt, bei den beiden ausgeschiedenen Formen gleich.

Es zweigten ab bei Fichten im Alter von 7 Monaten

in einer Tiefe von	an langer Hauptwurzel	an kurzer Hauptwurzel
0 — 1 cm	5	5 Seitenwurzeln
1 — 2 cm	5	4 „
2 — 4 cm	4	4 „

Von dieser Stelle an werden die Unterschiede zwischen beiden Formen sehr auffallend. Es liefen ab

bei einer Fichte mit langer Hauptwurzel
in 4—11,5 cm Tiefe 33 Seitenwurzeln 1. Ordnung, d. s. 4,5 je cm,
bei einer Fichte mit kurzer Hauptwurzel dagegen
in 4—6,5 cm Tiefe 22 Seitenwurzeln 1. Ordnung, d. s. 8,9 je cm.
Die nämlichen Unterschiede konnten auch bei einjährigen Fichten beobachtet werden, die in einem Saatbeet erzogen wurden, das wiederholt mit Nitrophoska gedüngt worden war.

Sehr auffallend ist der Unterschied in der Länge der Seitenwurzeln 1. Ordnung und vor allem in ihrer Längenabnahme bei den beiden unterschiedenen Ausbildungsformen.

Bei einer Fichte mit langer Hauptwurzel betrug die Gesamtlänge der Seitenwurzeln 1. Ordnung in

0 — 1 cm Tiefe	80 mm	im Durchschnitt		16 mm
1 — 2 cm „	26 mm	„	„	5 mm
2 — 4 cm „	16 mm	„	„	4 mm
4 — 11 cm „	108 mm	„	„	3 mm

Bei einer Fichte mit kurzer Hauptwurzel konnten folgende Gesamtlängen gemessen werden in

0 — 1 cm Tiefe	115 mm	im Durchschnitt		23 mm
1 — 2 cm „	56 mm	„	„	14 mm
2 — 4 cm „	51 mm	„	„	13 mm
4 — 6,5 cm „	23 mm	„	„	2 mm

Im Laufe des zweiten Jahres tritt der Unterschied zwischen den beiden Formen noch schärfer hervor.

Die kürzere Hauptwurzel wächst nur wenig in die Tiefe. Zwei bis vier der oberen, stärkeren Seitenwurzeln erreichen die Länge der Hauptwurzel. Die lange Hauptwurzel dagegen wächst stärker. Alle ihre Nebenwurzeln haben sich gleichmäßig verlängert. Im Herbst des zweiten Jahres kann stets beobachtet werden, daß die Wurzeltracht nur größer geworden ist, die Verteilung und der Längenunterschied der Seitenwurzeln 1. Ordnung haben sich bei ihr nicht geändert.

Die Seitenwurzeln beider Ausbildungsformen sind bereits im Herbst des ersten Jahres mit zahlreichen Seitenwurzeln 2. Ordnung mehr oder weniger regelmäßig besetzt.

Innerhalb der Seitenwurzeln 2. Ordnung bahnt sich im Laufe des zweiten Jahres eine Ausscheidung an, die im dritten Jahr deutlich in Erscheinung tritt. Diese äußert sich darin, daß

1. einige wenige Seitenwurzeln 2. Ordnung ein stärkeres Längenwachstum beginnen. Im Gegensatz zu den übrigen Seitenwurzeln 2. Ordnung, deren Lage im Boden hauptsächlich durch die Außenwendigkeit bestimmt wird, schlagen sie die, durch die Schwerkraft bestimmte Richtung ihrer Mutterwurzeln ein. Im Frühling des dritten Jahres liegen ihre Wurzelspitzen schon in der Nähe der Wurzelspitzen ihrer Mutterwurzeln. Diese Seitenwurzeln 2. Ordnung sind sehr spärlich mit Seitenwurzeln 3. Ordnung besetzt.

2. Das Wachstum der meisten Seitenwurzeln 2. Ordnung scheint bereits im Juni ihres Entstehungsjahres zu stocken. Sie sind fadenartig dünn geblieben, sie laufen rechtwinklig von ihrer Mutterwurzel ab, haben aber im September noch kräftige wohlausgebildete Wurzelspitzen.

3. Andere Seitenwurzeln 2. Ordnung bleiben auffallend klein (2 bis 9 mm). Sie entspringen häufig alle vor einem und demselben Strang ihrer Mutterwurzel. Sie sind dicht mit Seitenwurzeln 3. Ordnung besetzt, die nur eine Länge von wenigen mm erreichen. Sie werden im allgemeinen da angelegt, wo die wachsende Zone der Seitenwurzeln 1. Ordnung auf eine nährstoffreiche Schicht trifft. Diese Seitenwurzeln 2. und 3. Ordnung verholzen nicht und gehen nach kurzer Zeit zugrunde.

In Bezug auf das Auftreten der vorgenannten Wurzelarten unterscheiden sich die beiden Ausbildungsformen sehr stark. Sie fehlen bei der Fichte mit langer Hauptwurzel im zweiten Jahr fast immer. Erst im dritten Jahr kann man das verstärkte Austreiben einiger Seitenwurzeln 1. Ordnung und, allerdings nicht häufig, einzelner Seitenwurzeln 2. Ordnung beobachten. Im allgemeinen setzt dieses Wachstum, das für den Ausbau einer Wurzeltracht von größter Bedeutung ist, in Wurzeltrachten mit langer Hauptwurzel erst im dritten oder gar vierten Jahr ein. Die vorstehend unter 3. beschriebenen Seitenwurzeln 2. Ordnung können im allgemeinen auch erst im Herbst des dritten Jahres bei ihnen beobachtet werden.

Die Seitenwurzeln der Tanne.

Bei den am Ende des ersten Jahres stets zu beobachtenden Ausbildungsformen (Abb. 2) treten die Verschiedenheiten in der Anordnung und Länge der Seitenwurzeln nicht so scharf hervor wie bei der Fichte. Sie sind aber noch so deutlich ausgeprägt, daß Zweifel über die Zugehörigkeit einer Tanne zu einer der beiden Formen für ein geschultes Auge kaum auftreten.

Die Verteilung der Seitenwurzeln 1. Ordnung an der Hauptwurzel geht aus folgenden Messungen hervor:

Abgangsstelle	Tanne mit langer	Tanne mit kurzer Hauptwurzel
0 — 2 cm	1	3 Seitenwurzeln
2 — 4 cm	3	4 „
4 — 6 cm	5	4 „
6 — 8 cm	3	4 „
8 — 10 cm	4	5 „
10 — 12 cm	3	
12 — 15 cm	3	

Diese Zahlen zeigen, wie außerordentlich gleichmäßig die Seitenwurzeln bei beiden Ausbildungsformen angeordnet sind.

Sehr scharf tritt dagegen ein Unterschied in der Längenabnahme hervor. Denn es wurden gemessen bei Tannen mit langer Hauptwurzel

in einer Tiefe von	eine Gesamtseitenwurzellänge	im Durchschnitt
0 — 2 cm	11 mm	11 mm
2 — 4 cm	68 mm	23 mm
4 — 6 cm	40 mm	10 mm
6 — 8 cm	26 mm	9 mm
8 — 10 cm	22 mm	5 mm
10 — 12 cm	27 mm	9 mm
12 — 15 cm	14 mm	5 mm

Bei einer Tanne mit kurzer Hauptwurzel ergab die Messung

Abgangsstelle	Gesamtseitenwurzellänge	im Durchschnitt
0 — 2 cm	99 mm	33 mm
2 — 4 cm	94 mm	23 mm
4 — 6 cm	105 mm	26 mm
6 — 8 cm	68 mm	27 mm
8 — 10 cm	18 mm	3 mm

Ueber den weiteren Ausbau der Wurzeltracht gelten die gleichen Ausführungen wie bei der Fichte.

Die Seitenwurzeln der Kiefer.

Einen wesentlich andern Aufbau zeigt die Wurzeltracht der Kiefer am Ende des ersten Jahres. Es fällt vor allem auf, daß der Wurzelkörper an Ausdehnung den der Fichte und Tanne weit übertrifft.

An einer einjährigen Kiefer, die auf frischem Sandboden erwachsen war, wurden folgende Zahlen über Verteilung und Gesamtlänge der Seitenwurzeln 1. Ordnung erhoben:

Abgangsstelle	Zahl	Gesamtlänge	im Durchschnitt
0 — 1 cm	2	44,0 cm	22,0 cm
1 — 2 cm	3	19,0 cm	8,5 cm
2 — 3 cm	2	27,0 cm	13,5 cm
3 — 4 cm	3	4,7 cm	1,6 cm
4 — 5 cm	3	19,0 cm	6,3 cm
5 — 6 cm	—	—	—
6 — 7 cm	1	1,0 cm	1,0 cm
7 — 8 cm	4	20,0 cm	5,0 cm
8 — 9 cm	5	7,0 cm	1,4 cm
9 — 10 cm	3	3,0 cm	1,0 cm
10 — 11 cm	4	13,0 cm	3,2 cm
11 — 12 cm	7	7,5 cm	1,0 cm
12 — 13 cm	7	11,0 cm	1,6 cm
13 — 39 cm	27	8,1 cm	0,3 cm

Es ist für die Wurzeltracht der einjährigen Kiefer kennzeichnend, daß der weitere Ausbau, wie er bei Fichte und Tanne beschrieben wurde, sich nicht erst im zweiten oder gar dritten Jahr vollzieht, sondern bereits am Ende des ersten Jahres vollendet ist. Die kleinen, dicht beieinander stehenden Seitenwurzeln 3. Ordnung können bereits im September des ersten Jahres beobachtet werden, ebenso die Seitenwurzeln 2. Ordnung, die durch die Schwerkraft stark beeinflußt, die Richtung ihrer Mutterwurzel einschlagen und diese oftmals schon im Herbst des ersten Jahres überholt haben.

Die Seitenwurzeln der Buche.

Es wurde bereits dargelegt, daß bei der Buche in Bezug auf die Verteilung und die Wachstumsrichtung der Seitenwurzeln am Ende des ersten Jahres zwei Ausbildungsformen vorkommen (Abb. 3).

Bei Entfaltung der Keimblätter sind die Seitenwurzeln beider Formen höchstens 1 cm lang und nur in der Nähe des Wurzelhalses ausgetrieben. Sie sind sehr gleichmäßig entwickelt.

Wenn sich die Erstlingsblätter entfalten, ist die Keimwurzel bis auf eine ungefähr 4 cm lange Spitze mit nahezu gleichlangen Seitenwurzeln dicht besetzt. An einer solchen Wurzel wurden folgende Zahlen ermittelt:

Abgangsstelle	Zahl der Seitenwurzeln
0 — 5 cm	51
5 — 10 cm	56
10 — 15 cm	36
15 — 17 cm	2

Viele dieser Seitenwurzeln 1. Ordnung gehen bereits im Sommer des ersten Jahres zugrunde. Sie haben überhaupt kein Sekundärholz gebildet.

Ende September des ersten Jahres wurden an einer 29 cm langen Hauptwurzel vom nämlichen Standort folgende Zahlen ermittelt:

Abgangsstelle	Zahl der Seitenwurzeln
0 — 5 cm	10
5 — 10 cm	12
10 — 15 cm	28
15 — 20 cm	23
20 — 25 cm	8
25 — 29 cm	6

Diese Wurzeln hatten alle Sekundärholz gebildet. Zwischen ihnen befanden sich viele, die fadenartig dünn geblieben und abgestorben waren. Die glasklaren Spitzen aller Seitenwurzeln 1. Ordnung lagen ungefähr in der Mantelfläche eines spitzen Kegels, dessen Achse von der Hauptwurzel gebildet wurde.

Bei den Buchen mit einem von Seitenwurzeln freien Stück stockt die Entwicklung der oberhalb desselben ausgetriebenen Seitenwurzeln von dem Augenblick an, in dem das stoßartige Austreiben der Hauptwurzel beginnt. Die unmittelbar vor dem Austreiben gebildeten Seitenwurzeln bleiben dünn und gehen im Laufe des Herbstes ein.

Sobald das Längenwachstum der Hauptwurzel langsamer wird, zu Anfang September, beginnt sie sich in dem nun langsamer wachsenden Endstück wiederum zu verzweigen. Die Zahl der zu Anfang September noch neu entstehenden Wurzeln — Herzwurzeln — ist außerordentlich schwankend. Wir konnten 5—16 Stück an einer Hauptwurzel zählen.

Diese Wurzeln sind durch einen kleinen geotropischen Grenzwinkel, wie bereits dargelegt, ausgezeichnet. Obwohl sie bis zum Beginn des nächsten Frühjahrs sehr gleichmäßig verholzt sind, bleibt ein Teil von ihnen in der Entwicklung zurück. Die stärker in die Länge wachsenden unter ihnen und einige im darauffolgenden Frühjahr neu gebildete Seitenwurzeln, treten im zweiten Jahr deutlich als Herzwurzeln hervor. An 10—12jährigem Aufschlag können immer noch 6—10 derartiger Wurzeln beobachtet werden. Dabei fällt sofort in die Augen, daß alle diejenigen Herzwurzeln eine kräftigere Entwicklung erfahren haben, die sich durch einen möglichst kleinen geotropischen Grenzwinkel auszeichnen.

Diejenigen Hauptwurzeln dagegen, an denen ein von Seitenwurzeln freies Stück und die übrigen Begleiterscheinungen nicht beobachtet werden konnten, treiben auch im Laufe des zweiten und dritten Jahres ihre Seitenwurzeln ohne Besonderheiten aus.

Die Seitenwurzeln der Eiche.

Die Eiche legt, wie bereits mitgeteilt, im ersten Jahr häufiger Herzwurzeln (Abb. 4) an als die Buche. Im übrigen vollzieht sich die Seitenwurzelbildung und die Ausscheidung der Herzwurzeln wie bei der Buche.

Die Verteilung der stärkeren, frohwüchsigen Seitenwurzeln an einer Eiche mit einem von Seitenwurzeln freien Stück in der Hauptwurzel, zu Beginn des zweiten Sommers, geht aus folgenden Zahlen hervor:

Abgangsstelle	Seitenwurzeln 1. Ordnung
0 — 5 cm	11
5 — 10 cm	13
10 — 15 cm	12
15 — 20 cm	4
20 — 25 cm	—
25 — 30 cm	—
30 — 35 cm	6
35 — 40 cm	8
40 — 45 cm	4
45 — 51 cm	—

Auch bei der Eiche konnte stets beobachtet werden, daß Herzwurzeln nicht zur Ausbildung gelangen, wenn sie im ersten Herbst und dem darauf folgenden Frühjahr nicht angelegt wurden.

II B 5. Die Heterorhizie.

Fast in jeder Wurzeltracht ein- und zweijähriger Pflanzen kommen, wie bereits beschrieben, einige Seitenwurzeln 1. Ordnung vor, die sich von den andern durch ihre Länge unterscheiden. Viele Seitenwurzeln 1. Ordnung und die meisten aller höheren Ordnungen sind kurz geblieben und stellenweise mit kleinen, dicht zusammenstehenden Seitenwurzeln höherer Ordnung besetzt, die auf den weiteren Ausbau der Wurzeltracht ohne Einfluß sind (vergl. II B 1 b). Auch bei flüchtiger Betrachtung fällt es auf, daß fast immer einige Seitenwurzeln höherer Ordnung vorhanden sind, die in Bezug auf Stärke- und Längenentwicklung, sowie Wuchsrichtung, den Seitenwurzeln nächst niederer Ordnung gleichen.

Bereits mehrere Botaniker, insbesondere W. Noelle (12) und H. v. Alten (21) haben sich mit diesen Fragen beschäftigt und sie unter der Bezeichnung Heterorhizie besprochen.

Noelle, der sich bei Kiefer, Fichte und Tanne am eingehendsten mit diesen Fragen befaßt hat, versteht unter Heterorhizie „die Erscheinung, daß dieselbe Pflanze verschiedene Wurzeltypen zur Ausbildung bringt (12)". Von einem besonderen Typ spricht er, wenn „eine Wurzel durch qualitative Merkmale in ihrer Struktur andern gegenüber charakterisiert ist, quantitative Differenzen verschiedener Art genügen nur dann zur Aufstellung von Typen, wenn zwischen ihnen wenigstens in einer Beziehung keine Uebergänge existieren (12)".

Er unterscheidet demgemäß Bereicherungs- oder Langwurzeln und Ernährungs- oder Kurzwurzeln. Obwohl diese Begriffe Eingang in das forstliche Schrifttum (vergl. 14) und die forstliche Fachsprache gefunden haben, blieben sie ohne Einfluß auf die Entwicklung der Lehre vom Ausbau der Wurzeltrachten. Denn diese Fragen wurden stets betrachtet vom Standpunkt der Pflanzenorganographie. Man wollte vor allem die Aufgaben dieser Wurzeln, ihre „Hauptfunktionen (12)" durch Rückschlüsse aus ihrem Bau, ihrer Gestalt und Anordnung ergründen.

Dabei fiel auch Noelle schon die Unstimmigkeit auf, die sich aus der Gleichsetzung der Begriffe Kurz- oder Ernährungswurzeln ergibt. Er konnte wiederholt kurze Ernährungswurzeln beobachten, die in lange Bereicherungswurzeln übergingen. Er sagt: „Es kommt aber sogar vor, daß eine Mutterwurzel der kleinen Kurztriebe vorletzter Ordnung sich selbst wieder in eine ganz typische Bereicherungswurzel verwandelt und das geschieht ebenfalls oberhalb von Verletzungen der Wurzel, von der sie ausgeht (12)".

Nach unseren vorstehend dargelegten Beobachtungen unterscheiden sich die Seitenwurzeln in Hinblick auf den Aufbau und Ausbau der Wurzeltracht nur dadurch, ob sie imstande sind besonders stark in die Länge zu wachsen und ob sie lange oder kurze Seitenwurzeln nächst höherer Ordnung austreiben.

Wir haben bereits dargelegt, daß das Längenwachstum der Seitenwurzeln aller Holzarten unmittelbar von ihrer Verholzung abhängig ist. Unverholzte Seitenwurzeln wachsen nicht in die Länge. Daß die Verholzung nicht von der Länge abhängt wurde wiederholt betont. Wir lehnen daher die Begriffe Lang- und Kurzwurzeln zur Kennzeichnung bestimmter Wurzelarten (Wurzeltypen) ab. Eine Kurzwurzel ist keine bestimmte, festumrissene Wurzelart. Sie ist eine Seitenwurzel, die durch ihr geringes Längenwachstum gekennzeichnet ist. Auf dieser Entwicklungsstufe kann sie stehen bleiben oder sich zu einer Langwurzel weiter entwickeln. Tritt dies nicht ein, so geht die Kurzwurzel, die dann immer unverholzt ist, innerhalb einiger Jahre zugrunde.

Daß durch Verwendung dieser Begriffe kein Einblick in den Aufbau einer Wurzeltracht gewonnen wird, soll an einem Beispiel dargelegt werden. Noelle schreibt: „Das Wurzelsystem der Kiefer zeigt eine sehr weitgehende Heterorhizie (12)". Das heißt: In dieser Wurzeltracht finden sich sehr scharf ausgeprägte Lang- und Kurzwurzeln. Dieses Untersuchungsergebnis enthält aber noch keine morphologischen Erkenntnisse, vor allem kann der Forstmann, der danach strebt diese auszuwerten und sei es auch nur Deutung der vorgefundenen Wurzeltrachten, damit nichts anfangen. Erst wenn wir hinzufügen: Und die Kurzwurzeln der Kiefer sind stets auffallend stark verholzt, sie überstehen daher die Verpflanzung sehr gut (siehe später), auch die kleinsten können sich zu Langwurzeln entwickeln, weil sie sehr gut verholzt sind, — dann haben wir die Wurzeltracht der Kiefer in morphologischer Hinsicht beschrieben und sie andern Wurzeltrachten, bei denen dies nicht der Fall ist (vergl. II B 1b, III b 2a, III B 2b), eindeutig gegenübergestellt.

Die Versuche mit Hilfe der Diameterquote, wie von Freidenfeldt (nach 21) das Verhältnis von Strangzylinder zu Gesamtdurchmesser genannt wird, die verschiedenen Wurzelarten zu kennzeichnen, können keine praktische Bedeutung gewinnen, weil die Entwicklung der Rinde nur auf einem Querschnitt bei starker Vergrößerung zu erkennen ist. Zahlreiche Beobachtungen haben uns überzeugt, daß bei den Holzpflanzen die Entwicklung der Rinde in hohem Grade

von der Entwicklung des Zentralzylinders unabhängig ist. Auch die Diameterquote oder ihr reziproker Wert (21) würden nicht erlauben einen sicheren Schluß über das Verhalten der einzelnen Wurzeln in Bezug auf den Gang ihres Längenwachstums zu ziehen. Dies gestatten nur die äußeren Kennzeichen, von denen auf die Verholzung einer Wurzel geschlossen werden kann (vergl. Abschn. II B 1 b).

II C. Die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung.

In den vorhergehenden Abschnitten wurden bereits mehrere wesentliche Eigenschaften dieser Wurzeln beschrieben. Wir können uns daher auf die Mitteilung folgender Beobachtungen beschränken.

Bei den Nadelhölzern haben alle Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung nur je 2 Erstlingsgefäßplatten.

Die Seitenwurzeln 2. Ordnung, die beim Auftreffen auf nährstoffreiche Schichten sehr viele Seitenwurzeln 3. Ordnung austreiben, sind in der Regel durch 2 zellenarme Gefäßplatten ausgezeichnet, die bereits früh in der Wurzelmitte zusammenstoßen. Nach Abschluß ihrer Verzweigung — in der Regel im kommenden Frühjahr — setzt ein lebhaftes Dickenwachstum ein. Sie bilden rasch 2 halbmondförmige Lagen Sekundärholz, deren Durchmesser fast doppelt so groß ist wie die Länge ihrer Gefäßplatten.

Kennzeichnend für den Bau dieser Wurzeln 2. Ordnung ist die Tatsache, daß ihre Erstlingsgefäßplatten sehr weit innen angelegt werden, daß also ihre Rinde außerordentlich stark entwickelt ist und ihre Verholzung bis zum Abschluß des Austreibens der Seitenwurzeln 3. Ordnung stockt. Sehr oft haben diese Wurzeln in dem auf das Jahr ihres Entstehens folgenden Frühjahr noch kein Sekundärholz gebildet. Beim Verschulen gehen sie daher auch alle zugrunde. Versetzte Fichten kann man daran erkennen, daß ihnen im Jahr des Verpflanzens diese Seitenwurzeln 2. Ordnung mit den zahlreichen Seitenwurzeln 3. Ordnung fehlen. Derartige Seitenwurzeln werden frühestens im Herbst dieses Jahres angelegt, die in Reihen angeordneten Seitenwurzeln 3. Ordnung dagegen erst im folgenden Frühjahr. Sie und ihre Mutterwurzeln finden sich aber dann nur in dem n e u zugewachsenen Teil der Wurzeltracht, nie an jenen Strecken der Seitenwurzeln 1. Ordnung, die bereits v o r dem Verpflanzen gebildet worden waren (s. Abschn. III A 1).

Alle Seitenwurzeln höherer Ordnung der Laubhölzer haben durchweg 4 und 5 Stranganfänge. Bei ihnen tritt die Abhängigkeit der Zahl der Erstlingsgefäßplatten vom Wurzeldurchmesser schärfer hervor als bei den Seitenwurzeln 1. Ordnung. Alle stärkeren Seitenwurzeln 2. und 3. Ordnung der Buche und Eiche haben in der Regel 5 Gefäßplatten, sowohl oben wie auch unten. Die schwächeren Wurzeln dagegen haben nur je 4 Stränge. Die Untersuchung von 36 starken Seitenwurzeln 2. Ordnung bei zweijährigen Buchen ergab, daß

16 Seitenwurzeln, d. s. 44 % je 4 Stränge und
20 Seitenwurzeln, d. s. 56 % je 5 Stränge

aufwiesen. Von 36 kurzen und dünnen Seitenwurzeln 2. Ordnung der nämlichen Pflanzen hatten

28 Stück, d. s. 78 % je 4 Stränge und
8 Stück, d. s. 22 % je 5 Stränge.

Weniger als 4 Stränge konnten bei Buche und Eiche auch in der Nähe der Wurzelspitze nicht festgestellt werden.

Es wurde bereits erwähnt, (Abschn. II B 3), daß die Wuchsrichtung der Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung mehr durch die Außenwendigkeit als durch die Schwerkraft bestimmt wird (vergl. Abb. 5). Dieser Unterschied tritt sehr scharf hervor, wenn man die Verzweigung einer Hauptwurzel mit der einer Seitenwurzel 1. Ordnung vergleicht. Die Seitenwurzeln 1. Ordnung streben alle in einem bestimmten Winkel von der Hauptwurzel ab, die Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung dagegen treiben fast immer mehr oder weniger rechtwinkelig aus ihrer Mutterwurzel hervor und verlaufen dann in dem Boden ohne bestimmten, für den Verzweigungsgrad kennzeichnenden Winkel (Abb. 5). Seitenwurzeln 1. Ordnung, die in die Richtung der Hauptwurzel gezwängt werden, behalten ihre kennzeichnende Verzweigungsart bei und unterscheiden sich dadurch (siehe später) sehr wesentlich von einer Hauptwurzel.

Fast in jeder Wurzeltracht kann man, besonders im Herbst, eine mit dem Alter fortschreitende Längenabnahme der Seitenwurzeln 1. Ordnung feststellen. Die ältesten Seitenwurzeln 1. Ordnung sind in der Regel am längsten.

Diese regelmäßige Längenabnahme fehlt innerhalb der Verzweigungen 2. und höherer Ordnung. Einzelne dieser Wurzeln werden vorwüchsig, die Mehrzahl von ihnen erreicht nur eine bestimmte, für die Holzart und den Verzweigungsgrad kennzeichnende Länge (Abb. 5). Es wird später gezeigt werden (Abschn. III A a x), daß an dieser typischen Art der Verzweigung Seitenwurzeln 1. Ordnung noch erkannt werden können, auch wenn sie an Stelle der Hauptwurzel in die Tiefe laufen und bei flüchtiger Betrachtung als Hauptwurzeln erscheinen.

III. Der gestörte Aufbau der Wurzeltracht.

Von den Störungen, welche den Aufbau eines Wurzelnetzes beeinflussen, sollen hier nur diejenigen behandelt werden, die für die Forstwirtschaft von Bedeutung sind.

Als Glieder des Verzweigungssystems der höheren Pflanzen stehen auch Hauptwurzel und Nebenwurzeln untereinander in einem bestimmten, mehr oder weniger ausgeprägten Abhängigkeitsverhältnis, das man als Korrelation bezeichnet und das sich, ganz allgemein ausgedrückt, darin äußert, daß ein Glied der Wurzeltracht durch sein Vorhandensein oder Fehlen die Entwicklung der andern in irgend einer Weise beeinflußt.

Eine Störung des Wurzelwachstums durch äußere Einflüsse wirkt also sowohl umgestaltend auf die Wurzel, die unmittelbar davon betroffen wird, als auch auf das gesamte Wurzelnetz in mehr oder minder starkem Maße.

Die Erkenntnis, daß sich die Aufbaumöglichkeiten einer Wurzeltracht in ihrer ungestörten Ausbildung nicht erschöpfen, ist fast so alt wie die Forstwissenschaft. Denn durch das Verschulen beabsichtigte man schon von jeher eine „zweckmäßige" Umgestaltung des Wurzelaufbaues einzuleiten.

Trotzdem sind unsere Kenntnisse auf dem Gebiet der experimentellen forstlichen Wurzelmorphologie sehr gering.

Die hier in Frage kommenden Erscheinungen faßt die Lehre vom Bau der Pflanzen als Kompensations- und Korrelationserscheinungen zusammen. In einer forstlichen Abhandlung empfiehlt es sich aber nicht, nach dieser Einteilung die Fragen zu besprechen. Es wird besser sein, als Einteilungsgrund die Einwirkungen zu wählen, die diese Erscheinungen im Forstbetrieb hervorrufen. Dieser Teil zerfällt daher in eine Besprechung

A. der Folgen von Verletzungen,
B. der Folgen von Lägeänderungen,
C. der Folgen von Wachstumshemmungen durch Bodenwiderstand und
D. der Folgen von Aenderungen der Wuchsrichtung.

III A. Die Folgen von Verletzungen.

Die im forstlichen Betriebe vorkommenden Verletzungen können stets zurückgeführt werden auf Abtrennen oder Abreißen eines Wurzelstückes, einer ganzen Wurzel, mehrerer Wurzeln zugleich oder auf äußerliche Beschädigungen der Wurzeln durch Schneidewerkzeuge und Tiere.

Sie ergeben sich teils als unvermeidbare Folgen bei der Verpflanzung, teils werden sie, wie beim Wurzelschnitt, mit Absicht hervorgebracht.

Als unmittelbare Folge einer Verletzung treten manchmal Regenerationserscheinungen an der Wundstelle auf.

Je nach der Stärke der Verwundung und der Wurzel, die davon betroffen wurde, machen sich, wie bereits angedeutet, auch Rückwirkungen auf das Wurzelnetz, Korrelationserscheinungen, geltend.

Außerdem wurde bei gewissen Pflanzenarten beobachtet, daß nach Verletzung der Hauptwurzel nachträglich Seitenwurzeln austreiben. Aus sogenannten ruhenden Wurzelanlagen brechen dann in den Zeilen der bereits vorhandenenn Seitenwurzeln neue Wurzeln hervor.

Es sind daher hier zu untersuchen:

1. Die ruhenden (latenten) Wurzelanlagen,
2. die unmittelbaren Folgen von Verletzungen, die Regenerationserscheinungen und
3. die Rückwirkungen von Verletzungen auf die übrigen Wurzeln, die Korrelationserscheinungen.

III A 1. Die ruhenden Wurzelanlagen.

Ueber die Entstehungsfolge der Seitenwurzeln 1. Ordnung an einer Hauptwurzel schreibt Sachs: „Niemals beobachtet man an einer Hauptwurzel während der Keimungszeit und während der ersten Vegetationsperiode adventive Wurzeln, welche zwischen den schon vorhandenen in einer Orthostiche oder zwischen den Orthostischen entstehen (20)".

Damit behauptet also Sachs, daß während der ersten Entwicklungszeit einer Pflanze die Möglichkeit der Seitenwurzelbildung für die rückliegende Zone mit dem Austreiben von Seitenwurzeln weiter vorwärts erschöpft ist, daß also eine streng von oben nach unten fortschreitende Reihenfolge in der Entstehung der Seitenwurzeln eingehalten wird. Dem hat Noll (3) widersprochen und Goebel schreibt; „Die Frage, ob es im Wurzelsystem latent bleibende Wurzelanlagen gibt, ist, wenigstens für Vicia Faba, zu bejahen (16)".

Für unsere Holzpflanzen fehlen derartige Untersuchungen, obwohl ein Einblick in diese Verhältnisse, die doch für die gesamte forstliche Pflanzenzucht von großer Bedeutung sind, sehr nötig wäre.

Zur Klärung dieser Fragen erzogen wir Keimlinge in dem bekannten Sachs'schen Keimkasten mit schiefer Glaswand. Die Samen wurden in lockeren Waldboden so eingelegt, daß die lotrecht in die Tiefe wachsenden Keimwurzeln alsbald die schiefe Glaswand erreichen konnten und sich ihr anschmiegen mußten. Durch tägliche Beobachtungen mit der Lupe während der Hauptwachstumszeit wurde festgestellt, daß die Seitenwurzeln 1. Ordnung bei ihrem Austreiben streng die von oben nach unten fortschreitende Reihenfolge einhalten.

Auf Querschnitten zwischen bereits ausgetriebenen Seitenwurzeln waren niemals Wurzeln zu finden, die die Rinde noch nicht durchbrochen hatten. Selbst wenn ruhende Wurzelanlagen in den Zeilen vorhanden sein sollten, sind sie ohne Einfluß auf den Ausbau der Wurzeltrachten bei ungestörter Entwicklung.

Dabei konnte ausnahmslos festgestellt werden, daß bei Buche und Tanne die Seitenwurzeln 1. Ordnung nicht so einzeln nacheinander hervorbrechen wie bei der Kiefer, Eiche und Fichte, sondern aus einem mehr oder weniger großen Endstück zu gleicher Zeit in größerer Zahl. Es wurden bei der Tanne bis zu 5 cm lange und bei der Buche bis zu 12 cm lange unverzweigte Wurzelspitzen gefunden. Die Hauptwurzel der Kiefer, Fichte und Eiche dagegen war bis auf eine kleine Spitze stets mit Wurzelhöckern besetzt. Ebenso verhalten sich die Seitenwurzeln 1. Ordnung dieser Holzarten. In den folgenden Abschnitten wird gezeigt werden, wie sich diese Eigeschaft im Ausbau der Wurzeltrachten nach Verletzungen auswirkt.

Obwohl es über den Rahmen dieser Arbeit hinausgeht, soll erwähnt werden, daß es auch nicht gelang durch Zuführung schwacher Düngermengen an den unteren unverzweigten Teil der Hauptwurzel einer Buche oder Tanne diese von oben nach unten fortschreitende Reihenfolge des Austreibens zu stören.

Um zu prüfen, ob nach Verletzungen keine neuen Seitenwurzeln innerhalb der bereits gebildeten Reihen austreiben, wurden die Seitenwurzeln 1. Ordnung der Keimlinge im Sachs'schen Keimkasten mit einem scharfen Messer in verschiedener Entfernung von der Spitze der Hauptwurzel abgetrennt. Ihre Lage an der Glaswand gestattete den Schnitt zu führen, ohne die Pflanze aus der Erde zu heben. Die Zahl der abgeschnittenen Seitenwurzeln 1. Ordnung schwankte zwischen 1 und 19 je Pflanze. Es waren dies bis zu Zweidrittel der jeweils gebildeten Seitenwurzeln. Außerdem wurden bei je 2 Buchen sämtliche Seitenwurzeln abgeschnitten. An allen diesen Pflanzen konnte stets beobachtet werden, daß innerhalb der bereits vorhandenen Zeilen keine Seitenwurzeln nachträglich austrieben, wohl aber, besonders bei den Laubhölzern, aus den stehengebliebenen Stummeln, der bis dahin unverzweigten Seitenwurzeln 1. Ordnung.

Wurde ein Stück der Hauptwurzel abgeschnitten, so konnte ebenfalls nie festgestellt werden, daß innerhalb der bereits gebildeten Zeilen neue Seitenwurzeln austrieben.

Wenn der Schnitt aber in der Nähe der Wurzelspitze geführt wurde, innerhalb der Zone also, in der noch keine Seitenwurzeln hervorgebrochen waren, so traten oberhalb der Wundstelle, insbesondere bei Buche und Tanne, weniger auffallend dagegen bei Eiche, Fichte und Kiefer, stets mehrere Seitenwurzeln zu gleicher Zeit hervor. Die der Wundfläche am nächsten entspringenden Seitenwurzeln wurden bald vorwüchsig. Aus ihrer stärkeren Entwicklung, die eine Folge des Wundreizes ist, darf aber nicht auf früheres Austreiben derselben geschlossen werden. Zahlreiche Querschnitte in den auf die Verwundung folgenden Tagen zeigten, daß diese Seitenwurzeln gleichzeitig innerhalb einer mehr oder weniger breiten Zone zur Entwicklung kamen. Eine nachträgliche Anlage konnte jedoch auch hier nicht beobachtet werden.

Aus den Ergebnissen dieser Untersuchung darf wohl der Schluß abgeleitet werden, daß unter den im Forstbetrieb herrschenden Umständen in die bereits gebildeten Zeilen nachträglich keine neuen Seitenwurzeln 1. Ordnung mehr eingefügt werden.

In gleicher Weise wurden auch die Seitenwurzeln 1. Ordnung der einzelnen Holzarten untersucht. Sie verhalten sich ebenso wie die Hauptwurzeln.

Dieses Einhalten der strengen Reihenfolge im Austreiben der Seitenwurzeln ist eine Eigenschaft unserer Holzarten.

Folgende Annahme von Schacht (20), die heute noch von vielen Forstleuten geteilt wird, trifft nicht zu. Er sagt: „Nur die jüngeren Wurzeltriebe der Kiefer scheinen zur Bildung von Seitenwurzeln fähig, die älteren bilden keine neuen Zweigwurzeln, weil die frühzeitig auftretende Borkebildung wahrscheinlich ihr Entstehen verhindert . . . .“. Daß es nicht die Borkebildung ist, die das Austreiben hemmt, kann man sehr leicht mit Eicheln nachweisen, die in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum — in einer großen Keimschale — wachsen. Ihre Wurzeln bilden lange Zeit keine Borke. Wird

eine derartige Hauptwurzel, die einmal einen Entwicklungszustand erreicht, in dem ein großes Stück mit höckerförmigen Tochterwurzeln bedeckt ist, in dieser Zeit durchschnitten, so treiben nur diejenigen Seitenwurzeln aus, die bereits als Höcker kenntlich waren, nie aber neue innerhalb dieser Zeilen.

III A 2. Die Einflüsse von Wunden.

Die Wunden können sich in zweierlei Art im Aufbau eines Wurzelwerkes auswirken. Die häufigste und im Forstbetrieb auffälligste Art der Beeinflussung durch eine Wunde besteht darin, daß die darüber entspringende Seitenwurzel in ihrem Wachstum gefördert wird. Weniger auffallend und auch seltener ist die Umgestaltung der Wurzeltracht durch Neubildungen am Wundgewebe.

Die am Wundgewebe entstehenden Wurzeln werden gewöhnlich Adventivwurzeln genannt. Der Begriff Adventivwurzeln wird im botanischen und im forstlichen Schrifttum wahllos zur Bezeichnung der verschiedensten Arten von Wurzeln gebraucht. Sachs (nach 16) nennt Adventivwurzeln alle Wurzeln, die bei seinen Versuchspflanzen nachträglich in die bereits gebildeten Wurzelzeilen eingeschoben wurden. Vöchting (23) bezeichnet mit diesem Namen „echte Neubildungen", deren Ursprung nicht auf „schon vorhanden gewesene Anlagen" zurückgeführt werden kann. Klein (24) belegt mit diesem Namen solche Wurzeln, „die ihren Ursprung nicht aus Wurzeln, sondern aus andern Organen nehmen". Wir verwenden daher den Begriff Adventivwurzeln nicht und bezeichnen die an Wunden entstehenden Wurzeln als Wundwurzeln.

In diesem Abschnitt untersuchen wir daher:

a) Die Neubildungen am Wundgewebe und
b) die Förderung des Wachstums einzelner Tochterwurzeln durch Wunden an der Mutterwurzel.

III. A 2a. Die Neubildungen am Wundgewebe.

Der Einfluß einer Wunde auf die Wurzeltracht ist verschieden, je nachdem ob ein Querschnitt durch das Kambium entsteht oder ob der Kambiummantel auf einer Seite verletzt wird.

Bei der Verpflanzung kommen häufig beide Wundarten an einer Wurzel vor. Durch einen Schnitt mit stumpfem Spaten oder beim Abreißen wird gewöhnlich ein mehr oder weniger zerschlitzter Querschnitt bloßgelegt, auf einer Seite auch manchmal ein Längsstück aus dem Kambiummantel gerissen. In diesem Falle überwiegen fast immer die Einflüsse derjenigen Wunde, durch die das Kambium quer durchschnitten wurde.

Wir können uns daher auf eine Untersuchung

x der Einflüsse von Längswunden und
xx der Einflüsse von Querwunden beschränken.

III A 2a x. Die Neubildungen an Längswunden.

Nach derartigen Verletzungen bildet sich am Wundrand, der eine geschlossene Wellenlinie beschreibt, ein wulstartiges Wundgewebe. Die Folgen einer solchen Verwundung auf den Ausbau der Wurzeltracht sind verschieden, je nachdem, ob es dem Wundgewebe gelingt innerhalb kurzer Frist — in 4—7 Wochen — die Wundfläche zu schließen oder nicht.

Neue Wurzeln, Wundwurzeln, werden an diesem Gewebe nur gebildet, wenn die Wundfläche so breit ist, daß die entstehenden Ränder nicht verwachsen. Aber auch an ringförmigen Wülsten treten sie nicht immer auf. Sie fehlen insbesondere regelmäßig, wenn die Wunden bei der Verpflanzung entstehen. Werden dagegen die Wurzeln — Haupt- oder Nebenwurzeln — im Keimkasten, ohne sonstige Beeinträchtigungen ihres Wachstums verletzt,so können diese Neubildungen häufig beobachtet werden. Sie entstehen gewöhnlich im oberen Drittel der fast immer längsgestreckten Wunde. Sie entspringen im allgemeinen da, wo der Wulst am schärfsten gegen das freigelegte Holz gewölbt ist.

Ihre Bildung wird gefördert, wenn die Wunde an ihrem oberen Teil breit ist. Derartige Wunden werden gewöhnlich durch nagende Insekten hervorgebracht. In diesem Falle ist der obere Wulst stets der stärkere, weniger ausgebildet sind die Seitenwülste, keine Anschwellung zeigt die Verheilung auf derjenigen Wundseite, die der Wurzelspitze zugekehrt ist. Beim Austreiben der Wundwurzel ist der obere Wundrand mit seinem starken Kallus stets bevorzugt. An den Seiten treten Neubildungen seltener auf, am unteren Rande wurden sie nie beobachtet. An den Wunden entstehen keine Neubildungen, wenn der darunter liegende Teil der Wurzel infolge der Beschädigung kränkelt und in der Entwicklung zurückbleibt, wie es nach Ringelfraß stets der Fall ist.

Die Bildung dieser Wurzeln wird gefördert, wenn die Pflanzen sich bei der Verwundung im vollen Wachstum befinden, wenn es nicht an Feuchtigkeit mangelt und wenn nur wenige derartige Beschädigungen an einer Wurzel vorhanden sind.

Von größtem Einfluß auf die Entstehung der Wundwurzeln ist bei allen Holzarten die Zeit in der die Verwundung erfolgt. Bei Beschädigungen im Frühjahr wird nur ein schwaches Wundgewebe gebildet. Neubildungen an der Wunde entstehen gewöhnlich nicht. Wurde dagegen die Pflanze im Sommer beschädigt, so ist die Bildung von Wundgewebe viel stärker. Es treiben auch stets mehr Wundwurzeln aus dem Wundgewebe hervor. Tritt die Verwundung im September und später auf, so verbleibt es in der Regel bei der Kallusbildung. Auch im darauf folgenden Frühjahr entspringen nur selten aus diesen Wundwülsten neue Wurzeln. Wenn dies trotzdem der Fall ist, bleiben sie stets in der Entwicklung zurück.

Diese Wurzeln unterscheiden sich von den gewöhnlichen Seitenwurzeln vor allem durch den kleinen Winkel, den sie mit dem Lot einschließen.

Werden Seitenwurzeln, die unter einem großen geotropischen Grenzwinkel ablaufen von einem Plätzefraß an der Hauptwurzel verschont, so können sie an ihrer Austrittsstelle vom Wundgewebe völlig umwachsen werden. Bei flüchtiger Betrachtung hält man sie für Wundwurzeln. Zur Saftzeit kann man sich aber durch Loslösen des Wundgewebes mit einer Nadel leicht davon überzeugen, daß sie dieses durchbrechen und an den Holzkörper ihrer Mutterwurzel unmittelbar anschließen. Wundwurzeln dagegen lassen sich leicht mit ihrem Wundgewebe vom Holz abheben.

Außer durch ihren kleinen geotropischen Grenzwinkel unterschieden sich diese Wurzeln auch noch durch ihren Bau sehr wesentlich von den übrigen Seitenwurzeln. Bei den Laubhölzern ergab eine diesbezügliche Untersuchung:

Aus einem von Engerlingen stark heimgesuchten Beet wurden im September zweijährige Buchen ausgeschlemmt. Ihre normalen Seitenwurzeln hatten je 4 und 5 Stranganfänge. Von 28 Wundwurzeln der nämlichen Pflanzen wiesen auf

2	Stück,	d. s.	7 %	je 5	Stranganfänge
4	„	„	14 %	„ 6	„
8	„	„	29 %	„ 7	„
10	„	„	26 %	„ 8	„
4	„	„	14 %	„ 9	„

Die gleichen Verhältnisse fanden sich auch bei Stiel- und Traubeneiche.

Diese Wurzeln sind dadurch ausgezeichnet, daß sie im Jahre ihrer Entstehung völlig unverzweigt in die Tiefe wachsen. Ihr geotropischer Grenzwinkel beträgt ungefähr 5—10 Grad. Durch ihren Gewebebau sind sie als Hauptwurzeln gekennzeichnet. Trotzdem wirkt die Feststellung überraschend, daß sie sich auch in einem andern sehr wesentlichen Punkte als Hauptwurzel verhalten, nämlich in der Herzwurzelbildung.

An 83 Stieleichen konnten wir in Bezug auf die Herzwurzelbildung an Wundwurzeln folgende Beobachtungen machen: Nur solche Wundwurzeln können Herzwurzeln bilden, die einzeln oder höchstens zu zweien von einem Wundkallus ablaufen. Sie waren stets zur Sommerszeit entstanden und hatten ohne Ausnahme 8—9 Gefäßplatten. Im ersten Sommer waren sie unverzweigt, im kommenden Frühjahr trieben sie am neu zuwachsenden Teil einige Seitenwurzeln. Dann folgt das von Seitenwurzeln freie Stück. Unterhalb desselben entstehen die Herzwurzeln ebenso wie an einer Hauptwurzel. Bei Untersuchung der Hauptwurzel konnten wir weder bei Buche noch Eiche eine Beziehung finden zwischen der Zahl der Erstlingsholzplatten und der Fähigkeit Herzwurzeln zu bilden. Bei den Wundwurzeln dagegen tritt diese Beziehung unverkennbar hervor. Unter 72 Wundwurzeln, die im Herbst des auf ihr Austreiben folgenden Jahres untersucht wurden, befanden sich 9, die Herzwurzeln gebildet hatten. Von diesen hatten unten

6 Stück, d. s. 67 % je 8 Gefäßplatten und
3 Stück, d. s. 33 % je 9 Gefäßplatten

Sie entspringen stets einzeln aus einem sehr starken, mehr in die Breite als in die Länge gezogenen Wundwulst. Die Hauptwurzel war kräftig entwickelt und nur durch je eine Wunde verletzt.

Ueber die Wundwurzeln der Buche gelten die gleichen Ausführungen.

Bei den Nadelhölzern treten Wundwurzeln seltener auf. Sie laufen, fast ihrer Mutterwurzel angeschmiegt, in die Tiefe. Der Winkel, den sie mit dem Lot einschlagen schwankt zwischen 0 und 5 Grad.

Bei allen Nadelhölzern fanden wir in diesen Wurzeln je 3 oder 2 Stranganfänge, sowohl oben als auch unten. Sie gleichen durchaus den im nächsten Abschnitt zu beschreibenden Wurzeln an Querwunden.

III A 2 a xx. Die Neubildungen an Querwunden.

Bei der Vorbereitung zu diesen Untersuchungen ließen wir uns von folgenden Ausführungen Sorauers leiten: „Gegenüber der Annahme, daß echte Regenerationen, bei welchen ein vom Individuum abgetrennter Teil in seiner ursprünglichen Form und mit seinen ursprünglichen physiologischen Eigenschaften neu ausgebildet wird, im Pflanzenreich selten wären, zeigen Versuche zunächst für die Wurzeln das Gegenteil (25)". Um unseren Blick für diese Beobachtungen zu schärfen haben wir einen großen Teil der Versuche, die in den grundlegenden Arbeiten von Sachs (20) und Prantl (26) angeführt sind, nachgemacht. Sachs befaßt sich vor allem mit dem Wachstum gespaltener und gekappter Wurzeln, Prantl untersuchte die Wachstumserscheinungen nach Entfernung des Vegetationspunktes.

Auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen brauchen wir hier nicht näher einzugehen, weil wir immer wieder feststellen konnten, daß derartige Verletzungen im Forstbetrieb nicht vorkommen. Wurzelspitzen werden beim Verpflanzen wohl kaum gespalten, weil sie bei Berührung mit stumpfen Spaten und Hacken stets abbrechen. Selbst wenn einmal die noch wachsende Spitze glatt durchschnitten werden sollte, treten die von beiden Verfassern beschriebenen Vorgänge nicht ein, weil die Pflanzen infolge des Aushebens kränkeln und während dessen andere Wachstumsvorgänge eingeleitet werden (siehe später). Aber auch im Sachs'schen Keimkasten ist es uns nicht gelungen diese Erscheinungen an Holzpflanzen zu beobachten, sehr gut dagegen an den von den Verfassern benutzten Versuchspflanzen. Wir schließen daraus, daß bei den Holzpflanzen „vollkommene Regeneration der Wurzelspitze mit Beteiligung aller Gewebesysteme (24)" und „prokambiale Regeneration ausschließlich aus dem Fibrovasalkörper (24)" im allgemeinen nicht auftritt.

Wiederholt konnten dagegen bei allen Holzpflanzen Hauptwurzeln beobachtet werden, deren wachsende Spitze sich gegabelt hatte und mit 2 selbständigen Vegetationspunkten weiterwuchs. An solchen

gegabelten Wurzeln war aber niemals die Spur eines äußeren Eingriffs sichtbar. Wir vermuten daher, daß diese Wachstumsvorgänge durch innere — uns unbekannte Einflüsse — ausgelöst wurden.

Wir können uns daher auf die Untersuchung von Querwunden beschränken, die nur eine Kallusbildung zu Folge haben und die stets hinter der noch streckungsfähigen Wurzelspitze liegen.

In dieser rückwärtigen Zone ist die Bildung von Wundgewebe nach glatter Abtrennung des jüngeren Stückes in der Regel spärlich Die Holzarten unterscheiden sich in dieser Beziehung sehr wesentlich. Die stärkste Kallusbildung kann an dem langsam wachsenden Wurzelsystem der Tanne beobachtet werden, wesentlich schwächer ist sie bei der Fichte, sie tritt fast noch seltener auf bei der Kiefer. Bei der Buche ist sie häufiger und stärker ausgeprägt als bei der Eiche.

Nur ein starker Wulst treibt Wundwurzeln aus. Wir finden daher Wundwurzeln am häufigsten bei der Tanne und Buche, weniger häufig bei Fichte und selten bei Kiefer und Eiche.

Bei der Tanne hatten diese Wurzeln 3 Stranganfänge, auch wenn die Mutterwurzel kurz oberhalb der Wundfläche nur 2 Stränge aufwies. Auch bei der Kiefer herrschen Wundwurzeln mit 3 Stranganfängen vor. Von 16 solcher Wurzeln hatten oben

14 Stück, d. s. 77 % je 3 Stranganfänge und

2 Stück, d. s. 13 % je 2 Stranganfänge.

Es fiel auf, daß alle Wundwurzeln mit 3 Gefäßplatten diese bis in die Spitze beibehielten. Auch bei der Fichte herrschen Wundwurzeln mit 3 Stranganfängen vor.

Ueber die Wundwurzeln der Laubhölzer gelten die im vorigen Abschnitt gebrachten Angaben.

Diese Wurzeln verlaufen stets lotrecht, in der Richtung ihrer Mutterwurzeln. Sie verzweigen sich wie eine Hauptwurzel, insbesondere sind ihre Tochterwurzeln wie normale Seitenwurzeln 1. Ordnung im Bodenraum gelagert. Erst bei deren Tochterwurzeln läßt sich das Vorherrschen der Außenwendigkeit feststellen. Die Wundwurzeln sind also nicht nur in ihrem Bau, sondern auch in ihrem Verhalten Hauptwurzeln. Daß diese Wurzelbildungen in einem langsam wachsenden Wurzelsystem häufiger auftreten, als in einem raschwüchsigen, verdient besonders hervorgehoben zu werden.

III A 2 b. Die Förderung der Tochterwurzeln durch Wunden an der Hauptwurzel.

Unter den im Forstbetrieb herrschenden Umständen treten die vorstehend beschriebenen Wurzelneubildungen nur dann auf, wenn das Wachstum der Pflanzen nicht stockt und wenn die Verwundungen nicht in oder unmittelbar vor der Zeit erfolgen, in der die Wurzeln in die Länge wachsen. Werden die Pflanzen im Frühjahr ausgehoben, so unterbleibt fast immer die Bildung von Wundgewebe. Nur bei der

langsam wachsenden Tanne bildet sich ein schwacher Wundwulst, der aber zu einem Wundabschluß nie ausreicht.

Sehr auffallend ist in diesem Falle die Förderung einer oder mehrerer Seitenwurzeln, die kurz oberhalb der Wunde entspringen. Denn diese Wurzeln kommen nun unvermittelt in den Besitz aller Bildungsstoffe, die für den abgetrennten Teil bestimmt sind (Querwunden) oder deren Wanderung infolge Unterbrechung der Siebröhren auf einer Seite der Mutterwurzel (Längswunden) gehemmt wurde. (Abb. 26). Derartige überernährte Wurzeln können so sehr vorwüchsig werden, daß schließlich der unter ihnen liegende Teil des Wurzelsystems kümmert und abstirbt. Ist das Endstück der Mutterwurzel kurz vor ihrer Ursprungsstelle durch einen Schnitt abgetrennt, so umschließen sie bald den faulenden Stummel (Abb. 7). Dies ist die häufigste Art der Wundheilung in der Wurzeltracht unserer Waldbäume.

In keinem Falle wird der geotropische Grenzwinkel dieser geförderten Wurzeln geändert.

Die Folgen einer solchen Verwundung (Längs- oder Querwunde) sind verschieden

x je nach Holzart,
xx der Form der Wunde und
xxx der Zeit in der die Verwundung erfolgt.

III A 2b x. Der Einfluß der Holzart.

Je rascher eine Wurzeltracht wächst, desto stärker ist die Umgestaltung, die sie durch eine derartige Wunde (Längs- oder Querwunde) erfährt und desto häufiger kann man beobachten, daß die Förderung nur von einer einzigen Seitenwurzel ausgenützt wird.

Bei der Tanne ist die Wirkung am geringsten. Es erfahren stets mehrere, oberhalb der Wunde entspringende Seitenwurzeln eine Förderung ihres Längen- und Stärkenwachstums. Sie werden aber nie so vorwüchsig, daß, bei einer Längswunde, die unterhalb der Wundstelle ablaufenden Seitenwurzeln kümmern.

Bei der Fichte dagegen findet man stets eine, höchstens 2 Seitenwurzeln, die infolge dieser Stauung der Bildungsstoffe bereits im ersten Jahr ihr Längenwachstum gegenüber den andern verdoppeln. In der Regel bleiben die tiefer ablaufenden Seitenwurzeln in der Entwicklung zurück. Häufig sterben sie ab.

Aehnlich verhält sich die Kiefer.

Bei der Buche werden durch die Verwundung gewöhnlich 2 oder 3, bei der Eiche dagegen sehr oft nur eine Seitenwurzel gefördert.

III A 2b xx. Die Form der Wunde.

Wird durch eine Querwunde das Endstück der Wurzel abgetrennt, so staut sich der Strom der Bildungssäfte in sämtlichen Siebröhren und damit auf allen Seiten der Wurzel. Bei der Buche und Tanne kann

man in solchen Fällen regelmäßig beobachten, daß alle unteren Wurzeln jeder Zeile gleichmäßig gefördert werden. Bei Fichte, Eiche und Kiefer wird auch in diesem Falle gewöhnlich nur eine Seitenwurzel und zwar diejenige, die der Wunde am nächsten entspringt, vorwüchsig.

Wird aber durch die Wunde nur ein Teil der Siebröhren unterbrochen, so beschränkt sich die Förderung auf die untersten Wurzeln jener Zeilen, die von den unterbrochenen Siebröhren unmittelbar umlagert werden (Abb. 7). Bei Tanne und Buche kann man dies sehr deutlich sehen. Bei Fichte, Kiefer und Eiche wird wiederum nur die, der Wunde am nächsten entspringende Seitenwurzel, begünstigt.

Die stärkste Wirkung geht bei allen Wurzelarten von einer hufeisenförmigen Wunde aus, deren Schenkel nach oben verlaufen.

III A 2 b xxx. Der Einfluß der Zeit.

Wie bereits angedeutet ist die Förderung dieser Wurzeln am stärksten, wenn die Verwundung zur Zeit des Längenwachstums erfolgt. Tritt die Verwundung im Sommer auf und unterbleibt infolge Trockenheit die Bildung von Wundwurzeln, so ist auch in diesem Falle der Einfluß einer solchen Verwundung auf das im Spätsommer oder Herbst erfolgende Längenwachstum wesentlich geringer. Der Plätzefraß des Engerlings im Frühjahr wirkt daher auf die Ausgestaltung der Wurzeltracht viel stärker ein, als eine Fraßbeschädigung im Sommer.

III A 3. Die Korrelationserscheinungen nach Verletzungen.

In der Einleitung zu diesem Teil wurde bereits auf das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis zwischen Haupt- und Seitenwurzeln hingewiesen, das man als Korrelation bezeichnet. Wagner (27) spricht von Organkorrelation, wenn „das eine Organ durch seine bloße Anwesenheit, bezw. durch seine normale Funktionsausübung in leitender Verbindung das andere Organ beherrscht, was sich dem Beobachter und Experimentator oft erst dadurch kundgibt, daß nach Entfernung des regierenden Organs, das regierte sein Verhalten ändert". Unter Organkorrelation versteht man also nicht die einfache Beziehung, die sich darin äußert, daß durch den Ausfall eines Gliedes das andere infolge erhöhter Zufuhr von Bildungsstoffen in seiner Entwicklung gefördert wird (Abschn. III a 2 b).

Korrelationserscheinungen in der Krone der Bäume können vom Forstmann häufig beobachtet werden. Fällt die Gipfelknospe einer Tanne aus, so richten sich einer oder mehrere Zweige des obersten Quirls in die Höhe und nehmen nach einer kurzen Uebergangsstrecke die Form, insbesondere Verzweigungsform, des Gipfeltriebes an. Diese Seitentriebe waren also durch die Gipfelknospe derart beeinflußt (induziert), daß sie nicht zum Haupttrieb auswuchsen. Mit dem Ausfall der Gipfelknospe war diese Hemmung beseitigt. Die Beeinflussung (Induktion) kann also aufgehoben werden, sie ist labil.

Manchen Forstleuten wird aber auch der Ast einer Araucaria in

Erinnerung sein, der vor einigen Jahren im Kalthaus des Botanischen Gartens in München zu sehen war. Dieser war von seinem Hauptbetrieb getrennt und wuchs als Steckling. Er war aber nicht imstande, obwohl er von der Gipfelknospe des Haupttriebs nicht mehr beeinflußt wurde, sich an seinem Ende aufzurichten und als Haupttrieb in die Höhe zu wachsen. Diese Induktion nennt man stabil.

Zwischen diesen beiden Arten gibt es Uebergänge. Bekannt ist die Umbildung eines Zweigtriebes in einen Haupttrieb bei der Ulme. Auch wenn sich ein Ast schon aufgerichtet hat, verzweigt er sich noch mehrere Meter streng zweizeilig wie ein Seitentrieb.

Dieses Abhängigkeitsverhältnis kann sich in der Wurzeltracht nicht so auffällig zeigen, weil er feste Boden nachträgliche Lageänderungen unmöglich macht. Alle Auswirkungen müssen sich also auf die neu zuwachsenden Teile beschränken (vergl. 28). Diese Erscheinungen werden also verschieden sein, je nachdem ob sie

a) an dem noch unverzweigten Endstück oder
b) in dem schon mit Seitenwurzeln besetzten älteren Teil einer Wurzel auftreten.

Durch sie und nicht durch die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Vorgänge bei der Wundheilung erhält die Wurzeltracht versetzter Pflanzen ihr Gepräge. Sie treten nach jeder Störung des Wurzelwachstums auf, wie verschieden auch die auslösenden Eingriffe oder die Standortsänderungen sein mögen.

III A 3 a. Die Korrelationserscheinungen bei Verletzung des unverzweigten Endstücks der Hauptwurzel oder einer Seitenwurzel 1. Ordnung.

Wird ein Teil des unverzweigten Endstücks der Hauptwurzel entfernt, so kann sich das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Haupt- und Seitenwurzeln 1. Ordnung bereits beim Austreiben der Seitenwurzeln geltend machen. Bei Beschreibung der Hauptwurzel (Abschn. II A 2) wurde dargelegt, daß das von Seitenwurzeln freie Endstück der Hauptwurzel bei den einzelnen Holzarten verschieden lang ist; bei Tanne und Buche ist es im allgemeinen länger als bei Fichte, Kiefer und Eiche. Wird also die Hauptwurzel der Buche oder Tanne verletzt, so ist die Möglichkeit, daß ein noch unverzweigtes Endstück an der Hauptwurzel verbleibt, größer als bei Kiefer, Fichte und Eiche. Im forstlichen Pflanzenanzuchtbetrieb sind daher auch die Folgen des Korrelationsverhältnisses bei Buche und Tanne sehr verschieden von denen bei Kiefer, Fichte und Eiche. Bei Buche und Tanne kann sich dieses Abhängigkeitsverhältnis in der Regel an neu entstehenden Seitenwurzeln auswirken, bei den andern Holzarten dagegen nur an den bereits vorhandenen.

Es wurde oben dargelegt (Abschn. II B 1 b), daß sich die Seitenwurzeln 1. Ordnung in Bezug auf das Austreiben ihrer Tochterwurzeln ebenso verhalten wie die Hauptwurzeln. Bei Seitenwurzeln

2. und höherer Ordnung läßt sich ein Unterschied in dieser Beziehung nicht mehr wahrnehmen. Wir betrachten daher nur die durch das Korrelationsverhältnis umgestimmten Seitenwurzeln

x erster und

xx zweiter Ordnung.

III A 3 a x. Die Korrelationserscheinungen an Seitenwurzeln 1. Ordnung.

Sie werden in der Regel nach Ausfall der Hauptwurzelspitze ausgelöst.

Bei den Laub- und Nadelhölzern stimmen diese Vorgänge so weitgehend überein, daß eine getrennte Besprechung der einzelnen Holzarten nicht nötig ist.

Die Laubhölzer.

Bei den Laubhölzern finden sich, bedingt durch die größere Zahl von Erstlingsgefäßplatten, stets mehr Seitenwurzeln, die bei Verletzungen in ihrem Verhalten umgestimmt werden.

Zur Klärung dieser Fragen konnten Versuche im Sachs'schen Keimkasten nicht umgangen werden. Dazu wurde die Traubeneiche benutzt. Mit Buchen lassen sich diese Versuche nicht so gut durchführen, weil das Wachstum der Hauptwurzel und vor allem das Austreiben ihrer Seitenwurzeln viel zu sehr von äußeren Einflüssen abhängig ist. Die Keimlinge der Traubeneiche konnten, wohl infolge des größeren Nährstoffvorrates der Eichel, längere Zeit ohne Nahrungszufuhr in feuchten Moospolstern wachsen.

Als die Hauptwurzel der Traubeneiche ungefähr 9 cm lang war, wurde sie durch einen scharfen, senkrecht zur Achse geführten Schnitt um 3 cm gekürzt. Einige Millimeter oberhalb der Wundfläche traten daraufhin, fast lotrecht nach abwärts wachsend, 1—4 Seitenwurzeln aus. An 30 Hauptwurzeln konnten beobachtet werden

12	mal	je 1	Seitenwurzel
11	„	„ 2	„
6	„	„ 3	„
1	„	„ 4	„

Oberhalb der Schnittfläche waren bei allen Pflanzen die Hauptwurzeln auf mindestens 2 cm von Seitenwurzeln frei. Alle Seitenwurzeln, die bereits vor der Verwundung vorhanden waren, kümmerten und blieben im Laufe der weiteren Entwicklung immer mehr in ihrem Längenwachstum zurück.

Der geotropische Grenzwinkel dieser Wurzeln schwankt zwischen 0 und 20 Grad. Er ist um so kleiner, je weniger Seitenwurzeln oberhalb der Wundfläche entspringen. Im Gegensatz zu den Nadelhölzern war die Zahl der Erstlingsgefäßplatten in diesen neu angelegten Seitenwurzeln außerordentlich schwankend. Von den 56 Seitenwurzeln der vorstehend erwähnten 30 Hauptwurzeln hatten

2 Seitenwurzeln, d. s. 4% je 5 Stranganfänge
8 Seitenwurzeln, d. s. 14% je 6 Stranganfänge
13 Seitenwurzeln, d. s. 23 % je 7 Stranganfänge
4 Seitenwurzeln, d. s. 7 % je 8 Stranganfänge
14 Seitenwurzeln, d. s. 25 % je 9 Stranganfänge
9 Seitenwurzeln, d. s. 16 % je 10 Stranganfänge
4 Seitenwurzeln, d. s. 7 % je 11 Stranganfänge
2 Seitenwurzeln, d. s. 4 % je 12 Stranganfänge

Ein geschlossener Holzring war im Zeitpunkt der Untersuchung noch nicht gebildet. Die Stränge waren als einzelne Zellhäufchen im Grundgewebe regelmäßig verteilt.

Es lag nun nahe zu untersuchen, ob nicht auch Zusammenhänge bestehen zwischen der Zahl der durch die Verwundung umgestimmten Seitenwurzeln und der Zahl der in einer Seitenwurzel vorhandenen Erstlingsgefäßplatten. Durch gelegentliche Beobachtungen war zweifelsfrei festgestellt worden, daß sich derartige Wurzeln mit hoher Gefäßplattenzahl von solchen mit geringer Zahl im Hinblick auf die weiteren Verzweigungen sehr wesentlich unterscheiden. Die einen waren nämlich zur Bildung von Herzwurzeln befähigt, die andern nicht.

Von 4 Seitenwurzeln, die zu vieren an einer Hauptwurzel entstanden waren, hatten

2 Seitenwurzeln, d. s. 50 % je 5 Stranganfänge und
2 Seitenwurzeln, d. s. 50 % je 6 Stranganfänge.

Bei 33 Seitenwurzeln, die zu dreien ausgetrieben hatten, fanden sich

2 Seitenwurzeln, d. s. 6 % mit je 5 Stranganfängen
22 Seitenwurzeln, d. s. 67 % mit je 6 Stranganfängen
9 Seitenwurzeln, d. s. 27 % mit je 7 Stranganfängen.

Von 36 Seitenwurzeln, die zu zweien der Hauptwurzel entsprossen waren, hatten

1 Seitenwurzel, d. s. 3 % je 5 Stranganfänge
7 Seitenwurzeln, d. s. 19 % je 6 Stranganfänge
6 Seitenwurzeln, d. s. 17 % je 7 Stranganfänge
15 Seitenwurzeln, d. s. 42 % je 8 Stranganfänge
7 Seitenwurzeln, d. s. 19 % je 9 Stranganfänge

War dagegen nur je eine Seitenwurzel oberhalb der Schnittfläche entsprungen, so hatten

5 Seitenwurzeln, d. s. 62 % je 8 Stranganfänge
2 Seitenwurzeln, d. s. 25 % je 9 Stranganfänge
1 Seitenwurzel, d. s. 13 % je 10 Stranganfänge

In diesen Zählungen tritt der Zusammenhang zwischen der Zahl der umgestimmten Seitenwurzeln und der Gefäßplattenzahl sehr scharf hervor. Auf die Bedeutung dieser Tatsache für den Aufbau der Wurzeltracht wird in einem der folgenden Absätze hingewiesen.

Eine Abhängigkeit zwischen der Dicke der Hauptwurzel und der Zahl der ausgetriebenen Seitenwurzeln konnte nicht festgestellt werden. Ebenso scheint keine Beziehung zwischen der Dicke dieser

Seitenwurzeln und der Zahl der Erstlingsholzplatten zu bestehen. Es ist also nicht möglich, durch die einfachen Düngungsverfahren, wie sie im Pflanzgartenbetrieb angewendet werden, auf die Zahl der Gefäßplatten und damit die Fähigkeit dieser Wurzeln zur späteren Herzwurzelbildung einzuwirken. Davon haben wir uns durch wiederholte einfache Düngungsversuche überzeugt.

Auf das Entstehen dieser Seitenwurzeln, die im Laufe der späteren Entwicklung zur Bildung von Herzwurzeln, also zu vollwertigem Ersatz der Hauptwurzel befähigt sind, kann nach unseren Erfahrungen nur hingewirkt werden durch die Schnittführung. Denn die Zahl der umgestimmten Seitenwurzeln ist am geringsten, wenn der Zeitpunkt der Schnittführung oder die Schnitthöhe so getroffen werden, daß die normal entstehenden Seitenwurzeln gerade unmittelbar oberhalb der Wundfläche austreiben. Das sich noch streckende und unverzweigte Endstück muß also fast ganz weggeschnitten werden.

Die Zahl der umgestimmten Seitenwurzeln ist am größten, wenn ein langer Stummel, an dem noch keine Seitenwurzeln ausgetrieben haben, zurückbleibt.

Der Forstmann pflegt eine Seitenwurzel, die nach Ausfall der Hauptwurzel deren Richtung einschlägt als Hauptwurzel zu betrachten. Im Abschnitt III A 2 a x konnte bereits gezeigt werden, daß nicht jede derartige Seitenwurzel vom Standpunkt der Morphologie als Hauptwurzel angesprochen werden darf. Sehr scharf tritt dies bei Erstarkung der vorstehend beschriebenen Seitenwurzeln 1. Ordnung in Erscheinung. Wachsen bei einer Eiche zwei Seitenwurzeln nach Ausfall der Hauptwurzelspitze in die Tiefe, so nehmen deren Tochterwurzeln, ebenso wie es bei den Wundwurzeln der Nadelhölzer beschrieben wurde, die morphologischen Eigenschaften von Seitenwurzeln 1. Ordnung an, obwohl sie ja Seitenwurzeln 2. Ordnung sind. Läuft aber nur eine Wurzel nach abwärts, so kann an dieser in der Regel sogar das von Seitenwurzeln freie Stück und unter diesem die Herzwurzelbildung beobachtet werden. Wir haben derartige Wurzeln auch im Hinblick auf ihre Längen- und Stärkeentwicklung untersucht, aber stets gefunden, daß, wie aus dem vorstehend mitgeteilten Zählungen hervorgeht, sie sich nur durch die höhere Zahl der Erstlingsgefäßplatten von den andern Seitenwurzeln unterscheiden. Entspringen aber oberhalb einer Wunde mehr als zwei nach abwärts wachsende Seitenwurzeln, so bleiben diese in Hinblick auf ihre Verzweigung Seitenwurzeln 1. Ordnung. Dies äußert sich, wie bereits mehrmals beschrieben wurde, vor allem darin, daß sie ihre Tochterwurzeln scheinbar unbeeinflußt von der Schwerkraft entsenden (vergl. Abschn. II C).

Es geht nicht an, diese Seitenwurzeln selbst, besonders wenn sie zu mehreren an einer Hauptwurzel in die Tiefe laufen, als Herzwurzeln zu betrachten (vergl. Abschn. III B 2 b). Herzwurzeln haben nie so viele Erstlingsholzplatten. Bei 20jährigen Eichen kann man beide Wurzelarten noch gut unterscheiden. Die Herzwurzeln der Saateichen verteilen sich auf eine Länge von ungefähr 15—20 cm, die umgestimmten Seitenwurzeln dagegen scheinen, infolge ihres Dicken-

wachstums, auf einem Querschnitt zu entspringen. Herzwurzeln sind auch stets in größerer Anzahl vorhanden.

An 3—4 Monate alten, frohwüchsigen Eichen, deren Hauptwurzel im Beet mit einem scharfen Spaten durchstochen wurde, fanden sich im Herbst bis zu 7 Seitenwurzeln, die steil nach abwärts strebten.

Ueber den Ablaufwinkel dieser Wurzeln gilt folgendes: Sie werden ebenso wie die übrigen Seitenwurzeln nur vor den Erstlingsgefäßplatten angelegt. Es fällt sofort auf, daß sie sehr regelmäßig auf den Querschnitt verteilt sind. Treiben 2 solcher Wurzeln aus, so liegen sie einander um 180 Grad gegenüber, was bei gerader Strangzahl ja ohne weiteres möglich ist. Bei ungerader Strangzahl entspringen sie so weit als möglich voneinander entfernt. Wenn 3 Wurzeln oberhalb eines Querschnittes entspringen, so haben sie einen Ablaufwinkel von 120 Grad, sind es 4, dann laufen sie in einem Winkel von 90 Grad auseinander. Sind die Strangzahlen durch 3 und 4 nicht teilbar, so sind diese Wurzeln trotzdem so regelmäßig wie möglich angeordnet. Im Laufe der späteren Entwicklung wird dieser gleichmäßige Ablaufwinkel nur dadurch verändert, daß die einzelnen Wurzeln einen verschieden starken Dickenzuwachs anlegen und sich beiseite drängen.

Wurde die Keimwurzel nicht senkrecht durchschnitten, sondern schief oder hat der verbleibende Stummel sich gekrümmt, so scheint dem bei oberflächlicher Betrachtung nicht so zu sein. Macht man aber einen sehr dicken und gut aufgehellten Querschnitt, der die Abgangsstelle dieser Wurzeln vor den Erstlingsgefäßsträngen erkennen läßt, so kann man stets feststellen, daß auch in diesem Falle die ablaufenden Seitenwurzeln so regelmäßig auf die einzelnen Stränge verteilt sind, als es die vorhandene Strangzahl zuläßt.

Um zu prüfen, ob diese für den Aufbau des Wurzelgerüstes so wichtige Eigenschaft sich auch auswirken kann, wenn die Hauptwurzel schon vor dem Austreiben dieser Wurzeln schief im Boden liegt — ein Fall, der sehr häufig vorkommt, wenn man in einem lockeren Beet die Hauptwurzel mit einem stumpfen Spaten absticht oder wenn eine abgestochene Hauptwurzel schief gepflanzt wird — wurden angekeimte Eicheln 36 Stunden vor dem Abschneiden der Wurzelspitze in allen möglichen Lagen zur Lotrechten auf ein Brett gespießt. Es durfte in diesem Falle wohl vermutet werden, daß die Unterseite beim Austreiben dieser Seitenwurzeln bevorzugt würde. Wie aber auch die Eicheln befestigt waren, stets konnte die gleiche, vorstehend beschriebene regelmäßige Verteilung der neu austreibenden Seitenwurzeln beobachtet werden. War es durch diese regelmäßige Verteilung bedingt, daß eine Seitenwurzel auf der Oberseite zu entspringen hatte, so trieb sie lotrecht nach oben, bog aber dann bald nach abwärts.

Diese nahe beieinander entspringenden Seitenwurzeln boten eine gute Gelegenheit die bereits beschriebene regelmäßige Verteilung der Seitenwurzeln auf die einzelnen Zeilen ihrer Mutterwurzel

zu beobachten. Auch hier wurde wahrgenommen, daß die Seitenwurzeln, wenn sie auf Querschnitten die näher als 1 cm voneinander entfernt waren, entsprangen, stets regelmäßig auf die vorhandenen Stränge verteilt waren. Je kleiner dieser Abstand wird, umso schärfer tritt diese Eigenschaft hervor. Sie paßt sehr gut zu der von Noelle beschriebenen Außenwendigkeit (Abschn. II B 2). Wir können also die Umschreibung des Begriffes Außenwendigkeit dahin ergänzen, daß sich diese nicht nur in der Wuchsrichtung der Seitenwurzeln, sondern schon in deren Anlage äußert, daß die Wurzeln also bereits so angelegt werden, daß sie bei ihrem Austreiben in den gegebenen Raum gleichmäßig verteilt vorstoßen. Es kann deshalb auch nie beobachtet werden, daß sehr nahe beieinander stehende Seitenwurzeln vor einem und demselben Xylemstrang entspringen.

Bei der Buche kann man die Vermehrung der Strangzahl in den umgestimmten Seitenwurzeln sehr gut beobachten, weil bei ihr die Bildung des Sekundärholzes später einsetzt. Man findet häufig Querschnitte, auf denen die 4 Stränge sehr regelmäßig gelagert sind. Zwischen je 2 dieser Erstlingsgefäßplatten haben sich, im gleichen Abstand von ihnen, ein oder zwei neue, nur aus wenigen Zellen bestehende Stränge eingeschaltet, die auf einem ungefähr 2 cm tiefer liegenden Querschnitt mit den 4, bereits vor ihrem Auftreten vorhandenen Strängen, die Ecken eines regelmäßigen Fünf- oder Sechseckes bilden.

Da die Buche ein längeres von Seitenwurzeln freies Endstück besitzt als die Eiche, werden in der Regel bei ihr mehr Seitenwurzeln umgestimmt, als bei dieser. Hauptwurzeln, bei denen nach vorgenommenem Wurzelschnitt 8—10 Seitenwurzeln in die Tiefe treiben, kann man oft finden. Keine dieser zahlreichen Seitenwurzeln nimmt aber die Verzweigungsart der Hauptwurzel an. Man findet insbesondere nie Seitenwurzeln, die Herzwurzeln entsenden. Sie bleiben in Hinblick auf ihre Verzweigung Seitenwurzeln 1. Ordnung (Abb. 8).

Sehr scharf tritt bei der Buche die Beeinflussung der bereits ausgetriebenen Seitenwurzeln hervor. Deren Wachstum stockt, sobald die Seitenwurzeln oberhalb der Wundfläche austreiben. Von dieser Wachstumsstockung werden umso mehr Seitenwurzeln ergriffen, je gleichartiger der Entwicklungszustand derselben ist. Da bei der Buche wie bereits dargelegt, die Seitenwurzeln auf größerer Strecke zu gleicher Zeit austreiben als bei der Eiche, sind bei ihr auch die Folgen dieser Wachstumsstockung deutlicher wahrnehmbar als bei dieser. Wird z. B. die Hauptwurzel der Buche kurz nach Entfaltung der Keimblätter in 10—12 cm Tiefe geschnitten, so sind im Herbst nur noch die umgestimmten Seitenwurzeln, in der Regel 5—10, die lotrecht in die Tiefe laufen vorhanden (Abb. 8). Alle bereits vor der Führung des Schnittes ausgetriebenen Seitenwurzeln sind fadenartig dünn geblieben und nicht verholzt. Sie sterben im Laufe des Winters ab.

Wenn dagegen schon von der Schnittführung die oberen Seitenwurzeln verholzt waren, so überwinden sie die Beeinträchtigung

leichter und entwickeln sich nach einer kurzen Unterbrechung regelmäßig weiter.

Die Nadelhölzer.

Wird das von Seitenwurzeln freie Endstück einer Tanne, Kiefer oder Fichte verletzt, so treiben in der Nähe der Wundfläche, nahezu auf demselben Querschnitt, einige Seitenwurzeln aus. Wie ein Längsschnitt durch das Rindengewebe zeigt, erfahren diese schon in der Rinde eine starke Ablenkung nach unten. An ihrer Ausrittsstelle aus der Rinde biegen sie mit einem mehr oder weniger scharfen Knick in die Lotrechte ein.

Bei der Tanne ist die Ablenkung am stärksten. Die Seitenwurzeln stellen sich bei ihr vollständig in die Richtung der Lotrechten. Wird nur eine Seitenwurzel derart abgelenkt, so kann nach einigen Monaten ihre Ursprungsstelle oft nur noch an der Unterbrechung der sich bandartig ablösenden rotbraunen Rindenstreifen und durch eine kleine Anschwellung erkannt werden. Auch bei der Fichte ist die Ablenkung sehr beträchtlich, am geringsten ist sie bei der Kiefer, bei welcher geotropischen Grenzwinkel von 10—15 Grad beobachtet werden können.

Die Zahl der Seitenwurzeln, die oberhalb einer Wundfläche entspringen und die auf diese Art in der Wuchsrichtung abgelenkt werden, schwankt bei den Nadelhölzern zwischen 1 und 4. Bei der Tanne können bis 4 solcher Wurzeln, bei der Fichte bis 3 und bei der Kiefer bis 2, selten 3, beobachtet werden. Sie entspringen, wie bereits angegeben, alle auf einem sehr schmalen Querschnitt, also nicht übereinander. In der Regel treibt vor jeder Erstlingsgefäßplatte nur eine Seitenwurzel aus. Deshalb findet man auch bei der Tanne bis zu 4, bei der Fichte bis 3 und bei der Kiefer gewöhnlich 2 solcher Seitenwurzeln.

Die Untersuchung der Strangzahlverhältnisse hatte bei der Tanne folgendes Ergebnis: Von 5 Hauptwurzeln 2jähriger Tannen, die je 4 lotrecht nach abwärts laufende Seitenwurzeln aufwiesen, hatten 5, d. s. 100 % je 4 Erstlingsgefäßplatten oberhalb der Wundfläche.

Von 40 gleichalten Hauptwurzeln, an denen die Seitenwurzeln zu dreien entsprungen waren, hatten

6 Hauptwurzeln, d. s. 15 % je 4 Stranganfänge und
34 Hauptwurzeln, d. s. 85 % je 3 Stranganfänge.

Von 35 gleichalten Hauptwurzeln, mit je 2 solcher Wurzeln hatten

11 Hauptwurzeln, d. s. 31 % je 3 Stranganfänge und
24 Hauptwurzeln, d. s. 69 % je 2 Stranganfänge.

Von 16 gleichalten Hauptwurzeln mit je einer derartigen Seitenwurzel hatten

2 Hauptwurzeln, d. s. 12 % je 4 Gefäßplatten
6 Hauptwurzeln, d. s. 38 % je 3 Gefäßplatten
8 Hauptwurzeln, d. s. 50 % je 2 Gefäßplatten

Auch bei Kiefer und Fichte ergaben die entsprechenden Untersuchungen, daß die Zahl der auf diese Art beeinflußbaren Seiten-

wurzeln durch die Zahl der an ihrer Ursprungsstelle vorhandenen Gefäßplatten begrenzt ist.

Laufen an einer Hauptwurzel mehr Seitenwurzeln in die Tiefe als vorstehenden Ausführungen entspricht, so sind einige von ihnen normal ablaufende Seitenwurzeln 1. Ordnung, die erst beim Verpflanzen in diese Lage gezwängt wurden. Sie sind gewöhnlich etwas höher angesetzt. Im Laufe des folgenden Jahres bleiben sie im Wachstum zurück. Am frühesten zeigt sich dieser Unterschied in der rasch wachsenden Wurzeltracht der Kiefer, am spätesten bei der Tanne.

Die Tochterwurzeln dieser lotrecht nach abwärts laufenden Seitenwurzeln 1. Ordnung sind, im Gegensatz zu den übrigen Seitenwurzeln 2. Ordnung, in ihrer Wuchsrichtung sehr stark durch die Schwerkraft beeinflußt. Sie schließen mit ihrer Mutterwurzel den gleichen Winkel zum Lot ein, wie die Seitenwurzeln 1. Ordnung mit der Hauptwurzel. Dies tritt sehr scharf in Erscheinung, wenn neben einer derartigen Seitenwurzel auch noch eine, die beim Verpflanzen in diese Lage gepreßt wurde, nach abwärts läuft. Deren Abzweigungen, ebenfalls Seitenwurzeln 2. Ordnung, laufen wie gewöhnliche Seitenwurzeln 2. Grades, fast in einem rechten Winkel von ihrer Mutterwurzel ab.

Ein wesentlicher Gegensatz zwischen Seitenwurzeln 1. und Seitenwurzeln höherer Ordnung besteht auch darin, daß die Seitenwurzeln 1. Ordnung stets eine regelmäßige, von oben nach unten fortschreitende Längenabnahme zeigen. Die Seitenwurzeln 2. Ordnung sind fast annähernd gleich lang und in ihrer Längenentwicklung ausserordentlich von ihrer Umgebung abhängig (vergl. Abschn. II C). Die Tochterwurzeln der lotrecht in die Tiefe gewachsenen Seitenwurzeln 1. Ordnung, die doch Seitenwurzeln 2. Ordnung sind, verhalten sich aber auch in dieser Beziehung wie Seitenwurzeln 1. Ordnung, was wiederum sehr deutlich an Pflanzen zu sehen ist, bei denen auch Seitenwurzeln 1. Ordnung in die lotrechte Lage gepreßt wurden.

Nach ihrem äußeren Gepräge können diese, bei Ausfall der Spitze der Hauptwurzel lotrecht in die Tiefe wachsenden Seitenwurzeln 1. Ordnung bei den Nadelhölzern als Hauptwurzeln angesehen werden. In Bezug auf ihren inneren Bau sind sie aber Seitenwurzeln geblieben. Denn es können bei ihnen, im Gegensatz zu den Wundwurzeln, nie mehr als 2 Stranganfänge festgestellt werden.

Diese Seitenwurzeln brechen niemals aus der Wundfläche hervor, sondern stets aus der Längsseite ihrer Mutterwurzel (vergl. 26).

III A 3 a xx. Die Korrelationserscheinungen an Seitenwurzeln 2. Ordnung.

Sie können auftreten wenn normale Seitenwurzeln 1. Ordnung oder bereits infolge des Korrelationsverhältnisses umgestimmte Seitenwurzeln 1. Ordnung verletzt werden. Dies kommt im Forstbetrieb sehr häufig vor, weil die meisten Pflanzen erst nachdem sie verschult wurden, an ihren entgültigen Standort gebracht werden.

Die Nadelhölzer.

In beiden Fällen haben die neu austreibenden Seitenwurzeln nur zwei Stranganfänge. Ueber ihre Anordnung und ihren Ablaufwinkel gelten die nämlichen Ausführungen, wie sie für die Seitenwurzeln 1. Ordnung im vorhergehenden Abschnitt gebracht wurden.

In ihrem sonstigen Verhalten in Hinblick auf den Ausbau der Wurzeltracht sind sie jedoch wesentlich verschieden. Wird die normale Seitenwurzel 1. Ordnung ihrer Spitze beraubt, so wachsen die dadurch umgestimmten Seitenwurzeln 2. Ordnung in der Richtung ihrer Mutterwurzel weiter. Besonders scharf tritt dies hervor, wenn nur eine Seitenwurzel oberhalb der Wundfläche entsprungen ist. War ihre Mutterwurzel aber bereits selbst infolge des Korrelationsverhältnisses umgestimmt, so zeigte sich sehr deutlich, daß diese Eigenschaft nicht mehr so ausgeprägt vorhanden ist. Auch wenn nur eine Seitenwurzel in diesem Falle oberhalb der Wundfläche austreibt, wächst sie in der Regel senkrecht zur Oberfläche ihrer Mutterwurzel aus, ebenso wie eine normale Seitenwurzel 2. Ordnung. Die gegenseitige Beeinflussung scheint also in diesem Falle nicht mehr stark genug zu sein, um sich in einer Richtungsänderung der Tochterwurzel auswirken zu können.

Die Verholzung dieser Seitenwurzeln 2. Ordnung ist immer stärker als bei normalen Seitenwurzeln gleicher Ordnung; sie setzt früher ein. Deshalb überstehen diese Seitenwurzeln die Beeinträchtigungen, die jede Verpflanzung mit sich bringt, besser als normale Seitenwurzeln.

Sie treiben nie in so großer Zahl aus wie die entsprechenden Seitenwurzeln 1. Ordnung, mehr wie 2 konnten nie beobachtet werden.

Die Laubhölzer.

An einer normalen Seitenwurzel 1. Ordnung werden nach Wegnahme der Wurzelspitze stets weniger Tochterwurzeln umgestimmt als an einer Hauptwurzel; im allgemeinen 1—4 (Abb. 9). An Seitenwurzeln 1. Ordnung, die bereits infolge dieses Abhängigkeitsverhältnisses umgestimmt sind, ist die Zahl der Tochterwurzeln noch geringer. An 20 solcher Wurzeln wurden 18 mal je 2, ein mal eine und einmal je drei Seitenwurzeln festgestellt.

In Bezug auf die Anzahl ihrer Gefäßplatten konnten wir an zahlreichen Querschnitten immer feststellen, daß von ihnen um so mehr vorhanden sind, je weniger Tochterwurzeln oberhalb der Wundfläche entspringen.

Liefen an einer Hauptwurzel 5 und mehr Seitenwurzeln in die Tiefe und wurden diese wiederum ihrer Spitzen beraubt, so wuchsen deren, in der Nähe der Wundfläche austreibenden Seitenwurzeln, wenn es mehrere waren, fast unbeeinflußt von der Schwerkraft mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche ihrer Mutterwurzel aus.

Wurde dagegen nur eine Seitenwurzel 2. Ordnung derart umgestimmt, so schlug diese die Richtung ihrer Mutterwurzel ein. Be-

sonders auffallend war dies, wenn auch ihre Mutterwurzel als einzige oberhalb der Wunde an einer Hauptwurzel entstanden war. In diesem Falle wuchsen Hauptwurzel, Seitenwurzel 1. Ordnung und Seitenwurzel 2. Ordnung fast lotrecht in die Tiefe.

Zum Verständnis dieser Erscheinungen in der Wurzeltracht verschulter Pflanzen reichen diese Beobachtungen aus. Ihre Klärung kann selbstverständlich nur mit Hilfe eines Klinostaten herbeigeführt werden. Nur dann wäre es möglich, in den ursächlichen Zusammenhang zwischen Strangzahl und geotropischem Grenzwinkel einzudringen und die so wichtige Frage zu entscheiden: Ist das lotrechte Wachstum dieser Wurzeln durch die höhere Strangzahl bedingt oder die höhere Strangzahl durch das lotrechte Wachstum. Denn auf die Zahl der entstehenden Stränge kann, insbesondere durch Bodenbearbeitung in der Pflanzenschule, eingewirkt werden.

III. 3 A b. Die Entwicklung der Seitenwurzeln nach Verlust eines bereits mit Seitenwurzeln besetzten Endstücks der Hauptwurzel.

In diesem Falle werden die Seitenwurzeln, die der Wunde am nächsten liegen in ihrer Entwicklung gefördert. Je mehr Seitenwurzeln durch den Schnitt entfernt wurden, desto stärker wirkt sich diese Förderung aus, sofern die Pflanze nach der Verletzung nicht kränkelt.

Eine nachträgliche Aenderung des anatomischen Baues der betroffenen Wurzeln konnte nie festgestellt werden, auch nicht in dem neu zuwachsenden Teil.

Eine Lageänderung der verbleibenden Wurzeln, wie sie in Hinblick auf das entsprechende Verhalten der Zweige erwartet werden könnte, macht der feste Boden unmöglich. An zahlreichen Wurzeln aller Holzarten konnte auch einwandfrei beobachtet werden, daß die Wuchsrichtung des nach der Verletzung zuwachsenden Teiles sich nicht ändert. Dadurch unterscheiden sich die Wurzeln sehr wesentlich von den Zweigen. Es konnte auch niemals beobachtet werden, daß die geförderten Wurzeln die Verzweigungsart der Wurzeln nächst höherer Ordnung annehmen. Sie behalten in jeder Beziehung die Eigenschaften der Seitenwurzeln ihrer Ordnung.

Ueber die Beeinflussung der Seitenwurzeln 2. Ordnung nach gleichartiger Verletzung der Seitenwurzeln 1. Ordnung, gilt das nämliche.

Auf Grund dieser Beobachtungen erklärt sich sehr gut die verschiedene Beurteilung, die der Wurzelschnitt bei den einzelnen Forstleuten erfährt. Seine Ergebnisse mußten sehr verschieden ausfallen, weil stets ohne Berücksichtigung dieser morphologischen Tatsachen geschnitten wurde (Abb. 10).

III B. Die Folgen von Lageänderungen.

Von Lageänderungen sprechen wir dann, wenn die Wurzeln durch äußere Eingriffe plötzlich in eine Lage gebracht werden, die sie vorher nicht eingenommen haben. Zur Erleichterung der Beschreibung sollen die Ergebnisse dieser Untersuchung zuerst dargelegt werden.

Jede Lageänderung hat eine Hemmung des Wachstums der betroffenen Wurzeln zur Folge. Man kann sich davon sehr leicht überzeugen, wenn man das Wachstum einer Wurzel an der Glaswand des Sachs'schen Keimkastens beobachtet und dabei die Lage des Kastens zur Lotrechten ändert. Die Einzelergebnisse unserer vierjährigen Beobachtungen können hier nicht beschrieben werden.

An unsern Versuchspflanzen im Sachs'schen Keimkasten konnten wir immer feststellen, daß verholzte Wurzeln von Lageänderungen nicht so stark beeinflußt werden wie unverholzte Wurzeln.

Durch diese Lageänderungen werden, wie bereits in der Einleitung zu diesem Teil angedeutet, Korrelationserscheinungen ausgelöst. Die Wurzeln nächst höherer Ordnung werden in ihrem Wachstum gefördert. Es tritt sehr deutlich in Erscheinung, daß die geförderten Wurzeln an jenen Stellen der Mutterwurzel entspringen, wo deren Lage noch als normal angesehen werden kann.

Kennzeichnend für diese Erscheinungen ist die Tatsache, daß sich die Förderung nicht so schnell auswirkt wie nach Verletzungen. Dadurch ist es wohl auch bedingt, daß von dieser Hemmung stets ein größerer Kreis von Wurzeln erfaßt wird. Je größer die Zahl dieser Wurzeln ist, desto geringer bleibt die Förderung der einzelnen Wurzel.

Während nach einer Verletzung Korrelationserscheinungen nie ausbleiben, treten sie nach Lageänderungen nur unter günstigen Wachstumsbedingungen auf. Eine dem Verpflanzen folgende längere Trockenzeit kann genügen, um sie nicht entstehen zu lassen. Reuß (4) hat dies richtig beobachtet, wenn er von den in Spalten und röhrenförmigen Löchern eingezwängten Fichten schreibt, daß sich bei ihnen „in den ersten Jahren nach der Ausführung eine auffällige Untätigkeit in dem mehr oder weniger zusammengeballten Wurzelsystem" zeigt. Durch den Wurzelschnitt werden die Korrelationserscheinungen zum Vorteil der Pflanze rascher ausgelöst.

Sie treten bei Pflanzen mit langsam wachsendem Wurzelwerk weniger deutlich hervor als bei Pflanzen mit rasch wachsenden Wurzeln.

Die im Forstbetrieb vorkommenden Lageänderungen entstehen

1. beim Säen bereits angekeimter Samen, insbesondere von Bucheln und Eicheln,
2. wenn sich der Boden nach dem Ausfrieren oder Umwühlen durch den Maulwurf setzt und
3. beim Verpflanzen.

III B 1. Die Folgen von Lageänderungen bei keimenden Samen.

Sie treten im Forstbetrieb nur bei Buche und Eiche auf, für deren große und schwere Samen es eine normale Keimlage zu geben scheint, aus der heraus sich die Keimung in Hinblick auf die Ausgestaltung des Wurzelwerks am besten vollzieht. Dies ist die Querlage. Die Folgen einer Lageänderung sind verschieden, je nachdem ob

a) der Samen bereits bei Beginn der Keimung eine andere als die Querlage einnimmt oder ob
b) der vorgekeimte Samen verlagert wird.

III B 1 a. Die Folgen der Keimlage.

Keimt eine Buchel oder Eichel in der Querlage, so wächst die Keimwurzel aus dem zugespitzten Ende des Samens hervor und schlägt die Richtung der Lotrechten ein. Manchmal schmiegt sie sich in ihrem oberen Teil etwas der Samenschale an.

Genau so verläuft die Keimung, wenn der Samen aufrecht gesteckt wird und die Austrittsstelle der Keimwurzeln unten liegt. Sieht das zugespitzte Ende des Samens aber nach oben, so ist die Keimwurzel gezwungen mit einem Knick in die Richtung der Lotrechten einzuwachsen. Gar manche sonderbare Wurzeltracht der Eiche und Buche erklärt sich aus dieser Lage des Samens während der Keimung.

Fürst (31) hat bereits einen entsprechenden Versuch gemacht um die Unschädlichkeit des von ihm empfohlenen Steckbrettes zu beweisen. Er kommt dabei zu dem Ergebnis, daß, wenn die Eichel nicht in der Querlage keimt und „infolge dessen häufig das Stengelchen und das Würzelchen eine mißliche Krümmung machen müssen", ein Unterschied in der Entwicklung der Pflanze nicht zu beobachten sei. Fürst hat eben nur die oberirdische Entwicklung des Sämlings betrachtet. Hätte er auch das Wurzelsystem derjenigen Eichen untersucht, die aus lotrecht nach aufwärts gesteckten Eicheln entstanden waren, so hätte er beobachten können, daß das Keimwürzelchen gewöhnlich nach seinem Austreiben in der Entwicklung stockt und daß an seiner Austrittsstelle sehr früh mehrere Seitenwurzeln entstehen, was sonst nicht zu geschehen pflegt, und daß diese sofort außerordentlich erstarken. Die Keimwurzel beginnt bereits 7—10 Tage nach dem Austreiben zu kümmern. Jm Laufe der nächsten 3 Wochen stirbt sie gewöhnlich ab. (Derartige Wurzeltrachten zeigt Abb. 11. Die Seitenwurzeln sind sehr hoch angesetzt). Diese Wurzelbildung kann regelmäßig in sandigem und lockerem Boden beobachtet werden. Die Seitenwurzeln laufen mit einem sehr kleinen geotropischen Grenzwinkel in die Tiefe. Sie erreichen nicht die Länge der Hauptwurzel. Sie können auch nicht als Ersatz der Hauptwurzel angesehen werden, denn von dieser unterscheiden sie sich sehr wesentlich dadurch, daß an ihnen nur dünne Seitenwurzeln erscheinen, die auch nach ihren morphologischen Eigenschaften als Seitenwurzeln 2. Ordnung gekennzeichnet sind (vergl.

Abschn. II C). Wie alle Seitenwurzeln 2. Ordnung verholzen sie nur schwach, was zur Folge hat, daß sie beim Verschulen in großer Zahl absterben, wenn diese Arbeit auch noch so sorgfältig ausgeführt wird. Außerordentlich kahl anmutende Wurzeltrachten sind die Folge davon.

In feuchten Saatbeeten gelingt es der Hauptwurzel manchmal durch eine scharfe Biegung in die Richtung der Lotrechten einzuschwenken. In diesem Falle treiben die obersten Seitenwurzeln erst 1,5–2,0 cm von der Samenschale entfernt aus. Sie sind über die gesamte Mantelfläche des entstehenden Bogens sehr regelmäßig verteilt. Im Laufe der Entwicklung bleiben die auf der Oberseite ausgetriebenen Wurzeln in ihrem Wachstum zurück. Die auf der Unterseite ausgetriebenen Seitenwurzeln dagegen sind sehr vorwüchsig. Ihr geotropischer Grenzwinkel scheint nicht größer und nicht kleiner zu sein als bei normalen Seitenwurzeln. Dies ist wohl dadurch bedingt, daß beim Austreiben dieser Wurzeln die Hauptwurzel noch lebenskräftig genug ist, um Korrelationserscheinungen — denn als solche muß die Verkleinerung der geotropischen Grenzwinkel angesehen werden — hintanzuhalten. Die Ausbildung der Seitenwurzeln an dem nach der Biegung lotrecht in die Tiefe strebenden Stück der Hauptwurzel bleibt auffallend dürftig. Dies kann an allen derartigen Wurzeltrachten wahrgenommen werden. An Stelle von 8–10 starken Seitenwurzeln, die sich auf ein Wurzelstück von ungefähr 10 cm verteilen, sind 2—4 sehr starke Seitenwurzeln getreten, die an einem Wurzelstück von ungefähr 1,0 cm entspringen.

III B 1 b.

Die Folgen der Verlagerung gekeimter Eicheln und Bucheln.

Werden gekeimte Eicheln oder Bucheln gesät, wenn die Keimwurzeln noch nicht länger als 0,5—1,0 cm sind, und mangelt es in den Beeten nicht an Feuchtigkeit, so verhalten sich die Keimwurzeln wie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben.

Sind die Keimwurzeln aber bereits 3—4 cm lang und kommen sie durch die Verlagerung waagrecht zu liegen, so treiben fast immer ungefähr 1—2 cm hinter der Wurzelspitze einige Seitenwurzeln aus. Diese entspringen, sehr regelmäßig auf die vorhandenen Erstlingsgefäßplatten verteilt, auch auf der Oberseite der Mutterwurzel. Beobachtet man dies an ein- oder mehrjährigen Pflanzen so scheint es als ob diese Wurzeln auf einem und demselben Querschnitt entsprungen wären. Dem ist aber nicht so. Sie sind wie normale Seitenwurzeln, im nämlichen Abstand und in der von oben nach unten fortschreitenden Reihenfolge, entstanden. Durch ihr Dickenwachstum scheinen sie auf eine schmalere Zone zusammengedrängt (vergl. Abb. 12). Das Ende der Keimwurzel stirbt regelmäßig ab wenn die Seitenwurzeln erstarken, ebenso alle Seitenwurzeln zwischen diesen vorwüchsigen Wurzeln und der Austrittsstelle der Keimwurzel aus der Samenschale (Abbildung 12 zeigt dies sehr deutlich bei einer Traubeneiche). Nur wenn die Keimwurzel rasch abstirbt, gelingt es diesen vor-

wüchsigen Seitenwurzeln die Richtung der Lotrechten einzuschlagen. In feuchtem Sandboden dagegen, in dem die Spitze der Keimwurzel länger lebenskräftig bleibt, erfahren nur die auf der Unterseite entspringenden Seitenwurzeln eine Förderung. Die auf der Oberseite entspringenden Wurzeln bleiben im Wachstum zurück (vergl. Abb. 13, links).

Das Absterben der Keimwurzel vollzieht sich rascher, wenn sie mehr oder weniger aufrecht gestellt wird. (Abb. 13). In diesem Falle ist die Zahl der Seitenwurzeln die da entstehen, wo das Absterben zum Stillstand kommt, geringer als bei waagrecht gelagerten Keimwurzeln.

Auch diese Seitenwurzeln, die anstelle der Hauptwurzel in die Tiefe streben, sind durch die nämlich dürftige Verzweigung ausgezeichnet wie sie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurde. Gelingt es, ein Fall der nicht häufig vorkommt, einer Hauptwurzel trotz dieser Hemmungen in die Tiefe zu wachsen, so scheint es als ob sie die Fähigkeit verloren habe, sich in der für eine Hauptwurzel kennzeichnenden Art zu verzweigen. Sie gleicht in dieser Beziehung vollkommen einer lotrecht nach abwärts wachsenden Seitenwurzel 1. Ordnung (Abb. 6 zeigt rechts eine solche Hauptwurzel, die wie eine Seitenwurzel 1. Ordnung verzweigt ist und links eine Hauptwurzel, deren Verzweigung von der mit ihr in die Tiefe laufenden Seitenwurzel 1.Ordnung nicht zu unterscheiden ist). Es gelang uns nicht nachzuweisen, daß die Zahl der Erstlingsgefäßplatten in diesen Hauptwurzeln kleiner ist als in normalen Hauptwurzeln. Wir konnten derartige Hauptwurzeln nur selten finden.

III B 2. Lageänderungen älterer Wurzeln.

In dieser Beziehung verhalten sich Haupt- und Seitenwurzeln verschieden. Aus den folgenden Untersuchungen geht klar hervor, daß die Hauptwurzeln von Lageänderungen stark gehemmt werden. Auch Seitenwurzeln 1. Ordnung sind dagegen noch empfindlich, wenn sich bei ihnen auch nur schwache Korrelationserscheinungen geltend machen, während bei Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung diese Erscheinungen fast fehlen.

Wir gliedern daher diesen Abschnitt in eine Untersuchung

a) der Hauptwurzel,
b) der Seitenwurzeln 1. Ordnung und
c) der Seitenwurzeln höherer Ordnung.

Die Folgen dieser Lagehemmungen werden bei allen Holzarten in gleich starker Weise durch den Zustand der Verholzung des Wurzelendes beeinflußt. Dieser ist wiederum, wie im Abschnitt II A 2 für die Hauptwurzel und im Abschnitt II B 1 b für die Seitenwurzeln dargelegt wurde, von dem Rhythmus des Längenwachstums abhängig.

In Bezug auf den Ausbau einer Wurzeltracht muß unterschieden werden zwischen eine Verlagerung des mehr oder weniger langen unverholzten Endstücks einer Wurzel und der Verlagerung des verholzten Teiles, ohne daß dabei die Wurzelspitze in ihrer Lage zur Lotrechten wesentlich gestört wird.

Wird die Spitze einer Wurzel verlagert und kann sie nicht mehr in ihre normale Wuchsrichtung einbiegen, ein Fall, der beim Verpflanzen in der Regel eintritt, so stellt sie das Wachstum ein. Ist das Wurzelende auf eine größere Strecke unverholzt, so stirbt es in der Regel bis auf ein ungefähr 1 cm langes Teilstück ab. An diesem treiben dann, fast auf einem Querschnitt, mehrere Seitenwurzeln aus. Wenn aber die Wurzel vor der Verlagerung bereits bis in die Spitze verholzt und dann auch mit Seitenwurzeln besetzt war, geht nur die Spitze zugrunde. Im Laufe des kommenden Frühjahrs werden die oberhalb des Knicks ablaufenden Seitenwurzeln vorwüchsig.

Verlagert man eine verholzte Seitenwurzel und behält die Spitze die Wuchsrichtung bei, so sind Auswirkungen dieser Verlagerung nicht erkennbar, solange der Saftstrom durch die entstehende Biegung nicht gehemmt wird. Ist dies der Fall, so wird die oberhalb des Knicks entspringende Seitenwurzel im Wachstum gefördert.

Wenn aber die Hauptwurzel im Sachs'schen Keimkasten durch wiederholtes Verstellen desselben oder durch rasch aufeinander folgende Biegungen ihres bereits verholzten Teiles mehrmals in eine andere Lage zur Lotrechten gebracht wird, büßt sie die Fähigkeit ein, sich wie eine Hauptwurzel verzweigen zu können. Ihre Seitenwurzeln 1. Ordnung bleiben dann dünn und verlaufen ohne einen bestimmten Grenzwinkel (vergl. Abb. 14), ebenso wie bei ungestörter Entwicklung die Seitenwurzeln 2. Ordnung. Die Auswirkungen dieser wichtigen Eigenschaft konnten wir weder bei mehrmals verpflanzten Eichenheistern noch bei verschulten und dann auf die Kulturfläche verpflanzten Fichten oder Kiefern beobachten. Bei allen diesen Pflanzen war die Spitze der Hauptwurzel nach der zweimaligen Lageänderung abgestorben. Wir unterlassen es daher diese Versuche näher zu beschreiben.

III B 2 a.

Das Verhalten der Hauptwurzeln gegen Lageänderungen.

Die Folgen einer Lageänderung sind verschieden, je nachdem ob die Wurzelspitze abstirbt oder nicht. Stirbt die Spitze ab, so sind die Rückwirkungen auf die Tochterwurzeln viel stärker als wenn sie nur in ihrem Wachstum stockt.

Die Eiche.

Im Abschnitt II A 2 wurde dargelegt, daß einjährige Eichen, die einen starken Sommertrieb gemacht haben, im Frühjahr noch lange unverholzte Wurzelspitzen aufweisen und daß nur die Spitzen derjenigen Hauptwurzeln verholzt sind, die diesen Trieb unterließen. Sehr häufig stirbt daher die Hauptwurzel der Eiche beim Verpflanzen ab. Der verschiedene Grad der Verholzung in der Nähe der Wurzelspitze einjähriger Eichen wirkt sich, wie auch aus den allgemeinen Ausführungen in der Einleitung zu diesem Abschnitt hervorgeht, insoweit aus, als beim Absterben die langen unverholzten Wurzelenden da, wo das Absterben zum Stillstand kommt, auf

schmaler Zone ein Kranz von Seitenwurzeln austreibt. War dagegen die Wurzel bis in die Nähe der Spitze verholzt, und stirbt sie ab, so werden keine neuen Seitenwurzeln mehr gebildet. Die bereits vorhandenen und nun endständig gewordenen Seitenwurzeln entwickeln sich daraufhin, ohne Aenderung ihres geotropischen Grenzwinkels, stärker, als wenn die Hauptwurzel noch in die Länge gewachsen wäre.

Bei zweijährigen und älteren Eichen dagegen findet man im Frühjahr stets ein mehr oder weniger langes Stück der Hauptwurzel, das noch nicht verholzt ist. Wenn es abstirbt treiben einige Seitenwurzeln auf schmaler Zone aus.

An der schnell wachsenden Hauptwurzel der Eiche läßt sich leicht nachweisen, daß das Absterben eine Folge der Lageänderung ist und nicht der Beschädigungen beim Verpflanzen. Keimt die Eichel an der fast lotrecht stehenden Glaswand des Sachs'schen Keimkastens, so kann man die Spitze der Hauptwurzel zum Absterben bringen, wenn man den Kasten so dreht, daß die bis dahin lotrecht wachsende Hauptwurzel mit dem Lot einen Winkel von 60 oder mehr Grad einschließt.

Die Buche.

Beim Ausheben älterer Buchen, die als einjährige Pflanzen verschult wurden, fällt sofort auf, daß die Hauptwurzel sehr häufig nicht abgestorben ist. Dies stimmt gut mit der bereits mitgeteilten Beobachtung überein, daß, im Gegensatz zur Eiche, nur verhältnismäßig wenige Buchen im Sommer einen starken Trieb machen und daß das Endstück der meisten Hauptwurzeln im Frühjahr verholzt ist (Abschn. II A 2).

Auch unverholzte Keimwurzeln sterben im Sachs'schen Keimkasten erst ab, wenn sie nahezu waagrecht zu liegen kommen. Verholzte Hauptwurzeln, deren Endstück lotrecht nach aufwärts zu stehen kommt, halten sich 1—2 Jahre am Leben. (Vergl. Abb. 15). Dies hat zur Folge, daß fast keine Korrelationserscheinungen ausgelöst werden (vergl. Abb. 15). Einzelne Seitenwurzeln, die trotzdem in die Tiefe laufen sind beim Verpflanzen in diese Lage gezwängt worden (vergl. Abb. 15).

Die Fichte.

Bei Betrachtung verschulter Fichten fällt sofort auf, daß fast immer die Spitzen der Hauptwurzeln abgestorben sind. Nur selten findet man verpflanzte Fichten mit wachsender Hauptwurzel, was auch nicht wunder nimmt, wenn man schon beobachtet hat (Abschn. II A 2), daß bei mehrjährigen Pflanzen vor Beginn des Austreibens im Frühling das Endstück stets unverholzt ist.

Die kleinste Verlagerung der Hauptwurzel genügt, um sie vollständig im Wachstum zu hemmen und eine oder mehrere Seitenwurzeln im Wachstum derart erstarken zu lassen, daß durch diese der weitere Aufbau der Wurzeltracht bestimmt wird. (Abb. 16 zeigt

die außerordentlich starke Entwicklung einiger Seitenwurzeln nach einer Lageänderung der Hauptwurzel). Die morphologischen Eigenschaften dieser Seitenwurzeln ändern sich nicht, sie bleiben in jeder Beziehung Seitenwurzeln 1. Ordnung.

Bei keiner unserer Holzarten wird die Wurzeltracht durch Verlagerungen so tiefgreifend umgestaltet wie bei der Fichte.

Die Tanne.

Sehr gering sind die Folgen einer Lageänderung bei der Tanne. Die Hauptwurzel stirbt nicht ab. Die Spitze bleibt scheinbar immer so lebenskräftig, daß sie die Auslösung von Korrelationserscheinungen hintanhalten kann (vergl. Abb. 17). Im Januar sind in der Rheinebene alle Wurzeln der Tanne bis in die Spitze verholzt (vergl. Abschn. II A 2).

Die Kiefer.

Auch die Hauptwurzel der Kiefer verträgt Lageänderungen, wie sie beim Verpflanzen auftreten, sehr gut, was sicherlich wie bei der Tanne dadurch bedingt ist, daß bereits im Dezember die Wurzeln vollständig verholzt sind. Korrelationserscheinungen werden deshalb bei Kiefern, die nach der Verholzung ihrer Wurzelspitzen ausgehoben werden, fast nicht ausgelöst. Wenn das Versetzen mit der üblichen Sorgfalt ausgeführt wird, bleibt die Hauptwurzel der Kiefer, ebenso wie die der Tanne, immer die Achse des Wurzelkörpers (vergl. Abb. 18).

III B 2 b. Das Verhalten der Seitenwurzeln 1. Ordnung gegen Lageänderungen.

An einer Seitenwurzel können der Ablaufwinkel (Abschn. II B 2), der geotropische Grenzwinkel (Abschn. II B 3) oder beide Winkel zugleich geändert werden.

Durch eine Aenderung des Ablaufwinkels wird das Wachstum der betroffenen Wurzel scheinbar nicht beeinflußt, insbesondere können Hemmungen nicht wahrgenommen werden. Die Vergrößerung oder Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels dagegen hemmt die Entwicklung einer Seitenwurzel 1. Ordnung, wenn auch nicht so stark wie die einer Hauptwurzel. Im Anhalt an die bisherigen Ausführungen kann erwartet werden, daß sich die verholzten Seitenwurzeln in ihrem Verhalten sehr wesentlich von den beschriebenen Seitenwurzeln mit dem langen unverholzten Herbst- und Frühjahrstrieb unterscheiden.

Das auffallend gute Wachstum der Wurzeln, die nach dem von Münch eingeführten Verfahren (29) in den schrägen Spalt gepflanzt wurden, ist nach unserer Erfahrung sehr wesentlich dadurch bedingt, daß die Lage der Seitenwurzeln zur Lotrechten wenig geändert wird. Die Möglichkeit, daß die Seitenwurzeln in dem Spalt wieder in eine, ihrer ursprünglichen Wuchsrichtung entsprechende Lage zur Lotrechten kommen, ist, wie eine theoretische Betrach-

tung der räumlichen Verhältnisse lehrt, viel größer als im senkrechten Spalt. Das Wachstum der Hauptwurzel stockt allerdings immer. Da aber alle Seitenwurzeln in ihrem Wachstum nur wenig gestört werden und deshalb sofort kräftig zu wachsen beginnen, können sich die infolge der Stockung des Hauptwurzelwachstums zu erwartenden Korrelationserscheinungen nicht stärker umgestaltend auf einzelne Seitenwurzeln und damit die gesamte Wurzeltracht auswirken. Durch die sehr starke Aenderung des Ablaufwinkels der Mehrzahl aller Seitenwurzeln wird deren Entwicklung nicht gehemmt. Es ist ein Kennzeichen aller Wurzelwerke der nach Münchs Verfahren versetzten Pflanzen, daß die Korrelationserscheinungen, die infolge Hemmungen bei Lageänderungen regelmäßig auftreten, fast fehlen. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit müssen wir uns mit diesem Hinweis begnügen.

Die Laubhölzer.

Daß die Seitenwurzeln im Gegensatz zur Hauptwurzel viel größere Aenderungen ihres geotropischen Grenzwinkels vertragen, kann durch folgenden Versuch veranschaulicht werden. Man bettet in einen mit Erde gefüllten Kasten einige langgestreckte glatte Steine ein, die sich von der einen Seite herausziehen lassen. Im Verlaufe des Wachstums der in diesem Kasten gesäten Eicheln wurden die Steine in Abständen von 4—6 Wochen nacheinander herausgezogen, worauf sich die Erde zusammensetzt. Die Wurzeltrachten werden dadurch gestaucht. Bei Eiche und Buche gingen die Hauptwurzeln immer zugrunde, von den Seitenwurzeln dagegen nur einige. (Abb. 19 zeigt die derart behandelte Wurzeltracht einer zweijährigen Eiche. Ein Rest der Hauptwurzel ist als schwarzer Stummel noch sichtbar. Die Seitenwurzeln haben das Zusammentauchen gut vertragen). Werden die Seitenwurzeln, kurz nachdem sie einen stoßartigen Trieb gemacht haben, von einer solchen Aenderung ihres geotropischen Grenzwinkels betroffen, so sterben sie ab, wobei die gleichen Erscheinungen auftreten wie sie bei den Hauptwurzeln beschrieben wurden.

Eine Verkleinerung des geotropischen Grenzwinkels scheint sie und die entstehenden Tochterwurzeln nicht zu beeinflussen. Nach einer Vergrößerung dieses Winkels sind sie häufig, insbesondere wenn auf die Verpflanzung eine Trockenzeit folgt, nicht mehr in der Lage weiter zu wachsen.

Buchen und Eichen verhalten sich in dieser Beziehung gleichartig.

Die Herzwurzeln beider Holzarten sind gegen eine Vergrößerung ihres geotropischen Grenzwinkels beim Verpflanzen ebenso empfindlich wie die Hauptwurzeln. Auch Herzwurzeln mit verholzter Wurzelspitze sterben unter den gleichen Erscheinungen ab wie die Hauptwurzeln.

Um zu zeigen, daß eine Aenderung des Ablaufwinkels das Wachstum der Seitenwurzeln nicht beeinflußt, wurden zweijährige, reich verzweigte Buchen in einen schmalen, engen Spalt gepflanzt.

Dabei wurde besonders darauf geachtet, daß der geotropische Grenzwinkel der Seitenwurzeln 1. Ordnung nicht vergrößert wurde. Hemmungserscheinungen, die auf eine Aenderung des Ablaufwinkels zurückzuführen gewesen wären, konnten nicht beobachtet werden. Dies ergab insbesondere der Vergleich mit jenen Wurzeln derselben Wurzeltracht, deren Ablaufwinkel nicht gestört worden war. (Abb. 15 zeigt eine solche Pflanze).

Die Nadelhölzer.

Auch die Seitenwurzeln der Nadelhölzer werden durch Aenderung ihres Ablaufwinkels nicht gehemmt. Auf Aenderungen ihres geotropischen Grenzwinkels dagegen antworten die Seitenwurzeln der einzelnen Holzarten in sehr verschiedener Weise.

Gegen die Vergrößerung ihres geotropischen Grenzwinkels scheinen die normalen Seitenwurzeln 1. Ordnung der Tanne völlig unempfindlich zu sein. Diese Seitenwurzeln lassen sich zu einem Schopf zusammengedreht einpflanzen oder in einem Bogen nach aufwärts ringeln, ohne daß sich Rückwirkungen geltend machen. Am Fehlen dieser Erscheinungen kann das Wurzelwerk einer mehrjährigen verschulten Tanne erkannt werden (vergl. Abb. 17). Ihre Seitenwurzeln 1. Ordnung lassen sich bis zu einem Winkel von 105 Grad nach aufwärts biegen ohne dadurch im Weiterwachsen gehindert zu sein. Auch die im Spätsommer entstehenden langen unverholzten Triebe sind gegen derartige Beeinträchtigungen nicht so empfindlich wie die gleichen Triebe bei der Fichte, weil sie, wie im Abschnitt II B I b dargelegt wurde, im Frühjahr in der Regel verholzt sind.

Bei der Fichte dagegen genügt eine kleine Aenderung des geotropischen Grenzwinkels zur Auslösung tiefgreifender Korrelationserscheinungen. Der verlagerte Teil einer Seitenwurzel 1. Ordnung stirbt gewöhnlich sehr rasch ab. Eine Seitenwurzel 2. Ordnung, die am Ende des normal gelagerten Teilstücks entspringt, erfährt dadurch eine starke Förderung. Sind derartige Seitenwurzeln nicht vorhanden oder treiben sie aus irgend welchen Gründen nicht aus, so geht die Seitenwurzel 1. Ordnung zugrunde. Die Wurzeltracht einer verpflanzten Fichte ist daher stets auffallend ärmer an Seitenwurzeln als die einer unverpflanzten Fichte (vergl. Abb. 20). Sehr scharf tritt in dieser Beziehung der Unterschied zwischen Wurzeltrachten mit langer Hauptwurzel und solchen mit kurzer Hauptwurzel hervor. Bei sorgfältig ausgeschlemmten Wurzeltrachten kann man lange Hauptwurzeln finden, deren Seitenwurzeln fast ohne Ausnahme nur noch aus kurzen Stummeln bestehen (vergl. Abb. 1). Die abgestorbenen Endstücke sind alle, wie eine mikroskopische Untersuchung zeigt, unverholzt.

Die Wurzeltracht der Kiefer wird durch eine Lageänderung nicht so sehr umgestaltet wie die einer Fichte, besonders dann nicht, wenn die Seitenwurzeln vor dem Ausheben bereits bis in die Spitzen verholzen konnte. Eine verholzte Seitenwurzel, die soweit nach aufwärts gebogen wurde, daß sie mit der Lotrechten einen Winkel von

ungefähr 105 Grad einschloß, war noch in der Lage mit ihrer Wurzelspitze in einem sehr flachen Bogen in die Waagrechte einzuschwenken. Dies ist bei der Kiefer auch dann noch möglich, wenn an einer solchen Wurzel infolge der durch die Verlagerung bedingten Hemmung einige Tochterwurzeln in ihrem Wachstum gefördert wurden. (Die Abb. 18 zeigt, daß die Wurzeltracht der Kiefer durch das Verpflanzen nicht wesentlich ärmer an Seitenwurzeln geworden ist).

III B 2 c. Das Verhalten der Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung gegen Lageänderungen.

An jeder verschulten und nach Verlauf eines Jahres sorgfältig ausgeschlemmten Wurzeltracht kann beobachtet werden, daß alle verholzten Seitenwurzeln 2. und höherer Ordnung durch die Aenderung ihres geotropischen Grenzwinkels nicht beeinflußt wurden. Auch die stärkeren Seitenwurzeln 2. Ordnung, die häufig die Richtung der Seitenwurzeln 1. Ordnung eingeschlagen haben, sind, bei gleichem Fortschritt der Verholzung, weniger empfindlich gegen derartige Verlagerungen als ihre Mutterwurzeln. Korrelationserscheinungen treten daher sehr selten auf.

III C Die Hemmungen des Wachstums durch Bodenwiderstand.

Es ist eine allgemein bekannte Erfahrungstatsache, daß Wurzeln in sehr dicht gelagertem Boden nicht die Länge erreichen wie in lockerem Boden. Ebenso ist bekannt, daß durch Steine, Ton- und Lettenschichten das Wurzelwachstum stark gehemmt werden kann. Das Längenwachstum steht aber in keinem Falle still. Die Wurzel wächst, an das Hindernis angeschmiegt, sehr langsam, aber trotzdem stetig in die Länge. Aus den Schwierigkeiten, die Pfeffer bei dem bekannten Eingipsen seiner Versuchspflanzen zu überwinden hatte, darf wohl geschlossen werden, daß ein völliger Stillstand des Wachstums unter den im Forstbetrieb herrschenden Bedingungen überhaupt nicht stattfindet. Eine Wurzel wächst entweder in die Länge oder sie stirbt ab.

Persecke hat bereits im Jahre 1877 an seinen Versuchspflanzen festgestellt, daß „die ungleiche Anordnung der Wurzelzweige" auch „auf die Widerstände gegen die wachsende Spitze zurückzuführen sein dürfte" (32).

In der Forstwirtschaft war schon viele Jahre vorher bekannt, daß durch Erhöhung des Bodenwiderstandes das Wurzelwerk der Eiche sehr wesentlich umgestaltet werden kann. Man benutzte bereits sehr frühe diese Hemmung um der Eiche eine „zweckmäßige" Wurzeltracht anzuerziehen, ohne zu dem gebräuchlichen groben Wurzelschnitt und dem teuren Verschulen greifen zu müssen. Mit dem sogenannten „Holländischen Verfahren" und nach den Vorschriften von Levret versuchte man Eichen mit flach streichendem Wurzelwerk zu erziehen (33). Beide Verfahren haben enttäuscht.

Sie werden daher auch nicht mehr angewendet. Da man aber durch sie einen sehr guten Einblick in die sich abspielenden Vorgänge gewinnt, haben wir beide Verfahren zur Durchführung von Versuchen wiederholt herangezogen.

Ein Forstmann mit geschultem Blick zieht schon aus seinen gelegentlichen Beobachtungen beim Ausheben der Pflanzen den Schluß, daß die Folgen einer Hemmung in der Wuchsrichtung verschieden sind, je nachdem ob eine im lockeren Boden wachsende Wurzel plötzlich auf ein undurchdringliches Hindernis trifft, oder ob sie in einer verhärteten Bodenschicht langsam in die Länge wächst. Daher gliedern wir diesen Abschnitt in eine Untersuchung der Folgen

1. bei plötzlichem Auftreffen auf ein undurchdringliches Hindernis und
2. beim Durchwachsen einer verhärteten Schicht,

soweit sie vor dem Absterben der Wurzelspitze ausgelöst werden.

III C 1. Die Folgen beim Auftreffen auf ein undurchdringliches Hindernis.

Beim Auftreffen auf ein undurchdringliches Hindernis verhalten sich die Wurzeln der einzelnen Holzarten, sowohl die Hauptwurzeln, als auch die Nebenwurzeln, sehr verschieden. Wir beschreiben daher

a) das Verhalten der Hauptwurzeln und
b) das Verhalten der Seitenwurzeln.

III C 1 a. Das Verhalten der Hauptwurzeln.

Beim Holländischen Verfahren wird der Untergrund des Beetes mit Steinen oder Bohlen gepflastert. Ueber die in solchen Beeten erzogenen Eichen berichtet Klotz: „Die Pfahlwurzel wird durch diese undurchlässige Unterlage in ihrer Entwicklung gehemmt, biegt sich um, ohne daß dadurch die seitliche Bewurzelung viel gewinnt (33)".

Nach unseren Beobachtungen vollzieht sich der Aufbau eines derart gehemmten Wurzelwerkes wie folgt: Wenn die Keimwurzel auf das Hindernis stößt biegt sie mehr oder weniger rechtwinkelig ab. Bei der Eiche geht sie im Laufe von 6—8 Wochen zugrunde, nachdem sie ungefähr noch 5 cm geradeaus in die Länge gewachsen ist. Die Hauptwurzel der Buche dagegen ist imstande auf der Unterlage eine Uhrfederlinie zu beschreiben und sich bis zum Einsatz des stärkeren Frühjahrswachstums der Seitenwurzeln am Leben zu erhalten. Die Hauptwurzel der Fichte stirbt fast noch rascher ab als die Hauptwurzel der Eiche. Sie wächst auf der waagrechten Unterlage höchstens noch 2—3 cm in gerader Richtung. Das Längenwachstum der Tannenhauptwurzel stockt sofort, ihre Spitze bleibt aber noch 1—2 Jahre lebensfähig. Auch die Hauptwurzel der Kiefer geht erst im kommenden Frühjahr zugrunde, nachdem sie vorher noch ungefähr 6—12 cm in die Länge gewachsen ist.

Mit Ausnahme der Eiche und Fichte scheint das Absterben sehr wesentlich durch das Erstarken der oberen Seitenwurzeln beeinflußt zu werden.

Hauptwurzeln, die durch ein solches Hindernis gehemmt wurden, unterscheiden sich sehr auffallend durch die Art ihres Dickenwachstums von Hauptwurzeln, deren Spitze allmählich abgestorben ist. Bei dem Auftreffen der gesunden Wurzelspitze auf das Hindernis wird ein Reiz zur verstärkten Holzbildung ausgelöst, der von unten nach oben allmählich abnimmt, sodaß walzenförmige Wurzelkörper entstehen (vergl. Abb. 21, 22, 23). Bei denjenigen Nadelhölzern, die an der Biegungsstelle und einige cm darüber nur 2 Stranganfäge besitzen, läßt sich die Abnahme der Zahl der Sekundärholzlagen von unten nach oben sehr gut feststellen. Bei einer zweijährigen Fichte fanden wir, daß auf einer gedachten Linie senkrecht zu den beiden Erstlingsholzplatten gebildet worden waren:

An der Biegungsstelle:	Auf der einen Seite 17	Holzzellenlagen
	Auf der andern Seite 15	„
2 cm höher:	Auf der einen Seite 12	„
	Auf der andern Seite 13	„
4 cm höher:	Auf der einen Seite 10	„
	Auf der andern Seite 8	„
8 cm höher:	Auf der einen Seite 18	„
	Auf der andern Seite 18	„

Die sehr rasch einsetzende starke Holzbildung hat zur Folge, daß nur wenige Seitenwurzeln an diesem Teil der Hauptwurzel austreiben.

Biegt die Hauptwurzel aber in einem spitzen Winkel ab ,so geht sie in der Regel nicht ein. Das Verhalten der Hauptwurzeln in dieser Beziehung läßt sich sehr gut mit Hilfe des Levret'schen Verfahrens prüfen.

Beim Levret'schen Verfahren (33) wird das Pflanzbeet 13 cm tief ausgehoben und mit einer 10 cm starken Lage 5—6 cm dicker Steine belegt. Diese werden mit einer 2 cm hohen Erdschicht bedeckt. Ueber die Wirkung des Verfahrens und seine Begründung äußert sich Klotz (33) wie folgt: „Tritt die Keimung ein, dann geht die Pfahlwurzel durch die zwischen den Steinen sich befindenden Zwischenräume durch, bleibt dort nach Levret in beständiger Fühlung mit den Atmosphärilien und findet darin infolge der wasserhaltenden Fähigkeit der verwendeten Materialien eine beständige Feuchtigkeit der vegetabilischen Erde. Unter dieser doppelten Wirkung entwickeln sich die Wurzelhaare, verlängern sich, ändern sich um, verästeln sich und veranlassen die Hervorbringung eines kräftigen Seitenwurzelsystems, welches in der durch das Regenwasser zugeführten Deckerde hinreichende Nahrung findet".

Trifft die Keimwurzel einer unserer Holzarten auf einen solchen Stein, so biegt sie fast immer unter einem spitzen Winkel aus ihrer Wachstumsrichtung und wächst geradlinig weiter bis sie auf das zweite Hindernis trifft. Die Eiche kann diesem neuen Hindernis in der Regel nicht mehr ausweichen, ihre Spitze stirbt ab (vergl.Abb. 23). Die Hauptwurzel der Buche dagegen umwächst auch dieses zweite und manchmal sogar ein drittes Hindernis bevor ihre Spitze eingeht. Die Hauptwurzel der Fichte ist gegen derartige Störungen

ihres Längenwachstums noch empfindlicher als die Hauptwurzel der Eiche. Sie stirbt bereits beim Anstoß an das erste Hindernis ab. Die Hauptwurzel der Tanne biegt in eine neue Richtung ab, stellt aber an einem zweiten Stein ihr Längenwachstum, ohne abzusterben, fast vollständig ein. Die Kiefer dagegen ist imstande sich mit ihrer Hauptwurzel zwischen 4—5 Hindernissen ohne Beeinträchtigung ihres Längenwachstums durchzuschlängeln.

III C 1 b. Das Verhalten der Seitenwurzeln

Hier ist zu beschreiben wie sich die Seitenwurzeln verhalten, wenn

x ihre Mutterwurzel, insbesondere die Hauptwurzel, auf ein undurchdringliches Hindernis stößt und

xx wenn sie selbst im Weiterwachsen gehemmt werden.

III C 1 b x. Die Entwicklung der Seitenwurzeln als Folge einer Wachstumshemmung ihrer Mutterwurzel.

Trifft die wachsende Spitze der Mutterwurzel auf ein Hindernis, so treiben in der streckungsfähigen Zone, soweit sie noch nicht mit Seitenwurzeln besetzt ist, in rascher Folge und dicht gedrängt einige Tochterwurzeln aus, bevor das beschriebene Dickenwachstum einsetzt.

Diese Tochterwurzeln erstarken außerordentlich rasch, während die darüber entsprungenen im Wachstum zurückbleiben und fast restlos absterben (Abb. 23).

Die Wuchsrichtung dieser geförderten Tochterwurzeln wird durch das Verhalten der wachsenden Spitze bestimmt. Kränkelt sie beim Hervorbrechen der Seitenwurzeln, so schlagen diese die Richtung ihrer Mutterwurzel ein (vergl. Abb. 23). Wenn aber die wachsende Spitze nur abgebogen wird, so verlaufen, wie sich aus dem nächsten Abschnitt ergibt, die an dieser Stelle austreibenden Seitenwurzeln in einer Richtung, die durch diese Biegung bestimmt wird.

III B 1 b xx. Die Entwicklung der Seitenwurzeln höherer Ordnung nach einer Hemmung des Wachstums der Seitenwurzeln nächst niederer Ordnung.

In diesem Falle treten die nämlichen Erscheinungen auf wie sie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben wurden. Zu ihrer Auslösung bedarf es aber, dies kann nicht übersehen werden, viel stärkerer Hemmungen als bei der Hauptwurzel. Die Art ihrer Verzweigung wird viel häufiger durch die im nächsten Abschnitt dargelegten Folgen von Biegungen der wachsenden Zone bedingt.

III C 2. Die Umgestaltung einer Wurzeltracht nach dem Einwachsen einer Wurzel in verhärtete Bodenschichten.

In 18 cm hohen Tontöpfen (Höhe der Erdschicht) wurde die Bodenöffnung auf einen Durchmesser von 3,0 cm vergrößert, um der über dieser Oeffnung eingelegten Eichel eine größere Möglichkeit zu geben mit ihrer Pfahlwurzel ohne Krümmung durch dieses

Loch hindurchwachsen zu können. Dieser Topf wurde mit seinem Boden auf einen zweiten Topf gestellt, dessen Erdkern in einer Steinform sehr fest zusammengestampft worden war. Beide Töpfe wurden so aufeinandergestellt, daß es der Keimwurzel möglich war durch das Loch des oberen Topfes, das sorgfältig mit Erde ausgefüllt worden war, in den zweiten Topf zu wachsen. Der Versuch mußte während mehrerer Jahre wiederholt werden, bis zufällig eine Hauptwurzel ohne Biegung in den zweiten Topf wuchs.

Ende Oktober ihres ersten Wuchsjahres konnte bei dieser Eiche folgende Wurzeltracht beobachtet werden: Die Hauptwurzel hatte eine Länge von 19,5 cm erreicht, davon verliefen 16 cm in der locker gelagerten und 3,5 cm in der festgestampften Erde. Es waren ausgetrieben in

0 — 5	cm Tiefe	13	Seitenwurzeln
5 — 10	cm Tiefe	9	Seitenwurzeln
10 — 15	cm Tiefe	7	Seitenwnrzeln
15 — 16	cm Tiefe	6	Seitenwurzeln
16 — 19,5	cm Tiefe	18	Seitenwurzeln

Diese hatten folgende Längen erreicht:

In 0 — 5	cm Tiefe	im Durchschnitt	20	cm	(14	— 42	cm)
5 — 10	cm Tiefe	im Durchschnitt	13	cm	(10	— 26	cm)
10 — 15	cm Tiefe	im Durchschnitt	28	cm	(11	— 44	cm)
15 — 16	cm Tiefe	im Durchschnitt	21	cm	(11	— 28	cm)
16 — 19,5	cm Tiefe	im Durchschnitt	0,4	cm	(0,2	— 0,8	cm)

Da der obere Topf nur 40 cm Durchmesser hatte, waren die großen Wurzeln in der bekannten Art der Topfwand angeschmiegt.

Aus diesen Zahlen geht klar hervor, daß die Umgestaltung durch derartige Hemmungen darin beruht, daß die oberhalb der Hemmungsstelle entspringenden Seitenwurzeln in ihrem Wachstum, sowohl im Längen- als auch im Dickenwachstum, außerordentlich gefördert werden.

Wie sich solche Wurzeltrachten weiter entwickeln, konnte sehr gut in einem Beet beobachtet werden, dessen Erde mit einer Handramme stark verdichtet und 12 cm hoch mit lockerem bindigem Sand überdeckt worden war. Bis zum Auftreffen auf die verfestigte Schicht entwickelte sich die Bewurzelung ohne Besonderheiten. Wie erwartet werden konnte, entsprangen kurz oberhalb der zusammengestampften Schicht zahlreiche Seitenwurzeln, die sehr rasch erstarkten und bald die übrigen Wurzeln in der Längen- und Stärkeentwicklung weit übertrafen.

Gleichzeitig wuchs die Hauptwurzel oberhalb der Abgangsstelle dieser Seitenwurzeln, wie im vorhergehenden Abschnitt beschrieben, rasch in die Dicke (Abb. 22 und 21 zeigen 2 in einem solchen Beet erzogene Eichen im Herbst des zweiten Jahres). In der dicht gelagerten Schicht und unterhalb derselben blieben die Hauptwurzeln so dünn wie eine der geförderten Seitenwurzeln (vergl. Abb. 21 u. 22). Es konnten nie Herzwurzeln an ihnen beobachtet werden.

Die vorwüchsigen Seitenwurzeln zeigen stets den normalen geotropischen Grenzwinkel (Abb. 21 und 22; die Seitenwurzeln hängen infolge ihrer eigenen Schwere herab).

Im Laufe des zweiten Jahres vollzog sich in derartigen Wurzeltrachten eine starke Ausscheidung innerhalb der vorhandenen Seitenwurzeln (Abb. 21 zeigt eine im Frühling, Abb. 22 eine im Herbst ausgehobene Pflanze). Die vorwüchsigen Seitenwurzeln haben ihren Vorsprung noch mehr vergrößert, fast alle übrigen Seitenwurzeln sind fadenartig dünn geblieben. Diese sterben im Laufe des nächsten Jahres ab. Wird eine solche Pflanze im ersten oder zweiten Jahr versetzt, so gehen die zurückgebliebenen Seitenwurzeln innerhalb einiger Wochen restlos zugrunde.

III D. Die Folgen einer Änderung der Wuchsrichtung.

Von einer Aenderung der Wuchsrichtung sprechen wir, wenn die Wurzel in eine Richtung gedrängt wird, die sie bei ungestörter Entwicklung nicht eingeschlagen hätte. Es ist kennzeichnend für die Art dieser Krümmungen, daß die wachsende und die sich streckende Zone das Hindernis umwächst.

Mit Sachs darf bei den folgenden Untersuchungen vorausgesetzt werden, daß die Hauptwurzel geradlinig und die Seitenwurzeln in schwach gewellten Linien mehr oder weniger steil nach abwärts wachsen, wenn sie aus dieser Richtung nicht durch äußere Einflüsse abgelenkt werden.

Die grundlegende Arbeit über diese Fragen hat Noll im Jahre 1900 veröffentlicht unter dem Titel: „Ueber den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (3)". Als Ergebnis dieser Untersuchungen führt er an: „Auf denjenigen Strecken, welche den konkaven Flanken zugekehrt sind, büßt der rhizogene Streifen die Fähigkeit zur Erzeugung von Seitengliedern ein. Da, wo derselbe rhizogene Streifen einer konkaven Flanke zugekehrt ist, bleibt ihm diese auf gerader Strecke allseitig vorhandene Fähigkeit nicht nur erhalten, sondern läßt... ein Förderung erkennen".

Dies gilt sowohl für die Haupt- als auch für die Seitenwurzeln.

Noll hat durch Versuche mit Bohnen und Lupinen weiterhin festgestellt, daß eine Biegung ohne Einfluß auf die Anordnung und Verteilung der Tochterwurzeln ist, wenn sie eintritt, nachdem die Tochterwurzeln „angelegt" sind, auch wenn äußerlich noch nichts von diesen Bildungen wahrzunehmen ist. Außerdem fand er, daß durch Krümmungen des Hypokotyls die Anordnung der Seitenwurzeln 1. Ordnung nicht geändert wird.

Für Pflanzen, „welche durch kambiale Tätigkeit erhebliches Dickenwachstum erfahren haben und bei denen die Adventivbildungen nicht mehr aus dem primären Zentralzylinder hervorgehen" läßt es Noll mangels Gelegenheit zu ausreichender und einwandfreier Beobachtung unentschieden, „ob hier dieselbe Gesetzmäßigkeit der Anordnung auf den Konvexen obwaltet oder ob solche Wurzeln sich dann wie Stämme und Rhizome verhalten (3)".

Wir haben daher die beiden grundlegenden Versuche Nolls mit unseren Holzpflanzen wiederholt und gefunden, daß an Wurzelstücken, die während ihres Wachstums einen Bogen beschreiben mußten, alle Seitenwurzeln auf der Außenseite der Biegung angeordnet sind. (Sehr deutlich ist dies bei der einjährigen Eiche auf Abb. 24 zu sehen, deren Hauptwurzel eine große Schleife umwachsen mußte. Entlang der gebogenen Zone sind alle Seitenwurzeln auf der Außenseite, auf der geraden Strecke dagegen auf allen Seiten entsprungen). Auch die Tatsache, daß eine Biegung des Hypokotyls keinen Einfluß auf die Verteilung der Seitenwurzeln ausübt, konnte einwandfrei beobachtet werden. (Auf Abb. 25 ist eine einjährige Eiche zu sehen, die aus ihrer lotrechten Lage, nachdem die Keimwurzel ungefähr 1,5 cm lang war, mit der sie umgebenden Erde in die entgegengesetzte Lage gebracht worden war. An der Biegung des Hypokotyls wurde die Seitenwurzelanordnung dadurch nicht beeinflußt, sehr stark dagegen durch die zweite Biegung. Ueber die sonstige Behandlung dieser Wurzel siehe weiter unten).

Eine Beeinflussung dieses Stellungsgesetzes im Austreiben von Tochterwurzeln durch das Dickenwachstum der Mutterwurzel konnten wir niemals feststellen, weil wir, wie bereits dargelegt (Abschn. III A 1) auch niemals beobachten konnten, daß bei unseren Holzarten „Nebenwurzeln außerhalb der akropetalen Reihenfolge auftreten (3)". (Auf Abb. 18 sieht man sehr deutlich, daß die Biegung ohne Einfluß auf die Ausbildung der gebogenen aber vorher bereits verholzten Seitenwurzeln war).

Diese regelmäßige Anordnung wird nun im Laufe der folgenden Entwicklung mehr oder weniger rasch, je nach Holzart, durch das unterschiedliche Längen- und Dickenwachstum der einzelnen Seitenwurzeln verwischt.

Noll hat bereits beobachtet, daß an einer gebogenen Wurzelstrecke diejenigen Seitenwurzeln am meisten gefördert werden, die in der „Mitte eines gleichförmig gekrümmten Bogens" entsprungen waren (3). Wird dieser Bogen zum Knick, so werden bei Laubhölzern in der Regel 1—3 (vergl. Abb. 23), bei Nadelhölzern dagegen nur eine Seitenwurzel, höchstens 2, gefördert. Entstehen mehrere Tochterwurzeln an einem solchen Knick, so kann immer beobachtet werden, daß diese nicht hinter einander, also nicht in einer Zeile, sondern immer nebeneinander entspringen. Die Vermutung, daß dies durch den Verlauf der Xylemstränge bedingt sei, wird durch eine frühzeitige anatomische Untersuchung bestätigt. Denkt man sich durch die Achse und die am stärksten gekrümmte Mantellinie der Mutterwurzel eine Ebene gelegt, so können in Bezug auf diese Ebene folgende Lagerungsarten der Stränge eintreten: Bei 2 Strängen, ein Fall der bei den Nadelhölzern sehr häufig vorkommt, kann ein Strang in dieser Ebene liegen. Der andere Strang liegt dann auf der Innenseite der Krümmung. In diesem Falle wird eine Seitenwurzel sehr vorwüchsig. Liegt der eine Strang aber in einer Ebene, die zur gedachten Ebene senkrecht steht, so befinden sich beide Stränge auf der Grenze zwischen Konvexer und konkaver Mantel-

fläche. In diesem Falle, der bei Nadelhölzern aber selten eintritt, können an der Stelle der stärksten Krümmung vor jedem Strang je eine Seitenwurzel entstehen. Aus der gleichen Ueberlegung ergibt sich auch, warum bei Laubhölzern mit ihrer hohen Strangzahl viel häufiger 2 oder 3 Seitenwurzeln so stark gefördert werden.

6—8 Wochen nach dem Austreiben dieser Seitenwurzeln kann man bei allen Holzarten beobachten, daß die der Biegungsstelle benachbarten Seitenwurzeln immer mehr zurückbleiben und schließlich zum größten Teil absterben (vergl. Abb. 23).

Liegt das gebogene Stück einer Wurzel derart im Boden, daß die in der Mitte des Bogens entspringende Seitenwurzel nach aufwärts wachsen muß, so werden diejenigen benachbarten Seitenwurzeln vorwüchsig, denen es gelingt frühzeitig in die normale Wuchsrichtung einzubiegen. Je nach der Raschwüchsigkeit der Wurzel tritt diese Ausscheidung schneller oder langsamer in Erscheinung. Bei Eichen kann sie sehr bald beobachtet werden, bei Buchen dagegen wirkt sie sich langsamer aus, bei Kiefer und Fichte früher als bei der Tanne.

An Wurzeln mit langer Wachstumszone entstehen in der Regel an einer unvermittelt auftretenden Biegungsstelle mehr Seitenwurzeln als bei Holzarten mit kurzer. Bei der Eiche sieht man daher stets mehr Tochterwurzeln entspringen als bei der Buche, bei der Kiefer und Fichte mehr als bei der Tanne.

Diese Seitenwurzeln sind stets bestrebt mit größtem räumlichem Abstand von den beiden durch ihre Abgangsstelle geschaffenen Stücken ihrer Mutterwurzel abzulaufen, sie schlagen daher stets die Richtung der Winkelhalbierenden ein (vergl. Abb. 24, 23 und 19). Wenn man daher zwei bis drei Jahre nach ihrer Entstehung die Bewurzelung an einer solchen Biegung betrachtet, ist man geneigt die meistens an der schärfsten Biegung entstandene Tochterwurzel als Fortsetzung der Mutterwurzel anzusprechen und das Endstück der Mutterwurzel als Tochterwurzel. Ist dieses Endstück gar abgestorben, so kann man bei flüchtiger Betrachtung zur Annahme kommen, daß sich das Wurzelwerk einer solchen Pflanze entwirrt habe (34).

IV. Schluß.

Zu Beginn dieser Untersuchungen stand der Verfasser vor der Entscheidung: Sollen einzelne der angeschnittenen Fragen eingehend bearbeitet werden, oder ist es vordringlicher das ganze Gebiet der Wurzelmorphologie vom forstlichen Stundpunkt zu betrachten. Beim Vergleich des forstlichen Schrifttums mit den einschlägigen Veröffentlichungen der Botaniker kam er zu der Ueberzeugung, daß eine Aufrollung aller Fragen dringend notwendig ist, daß es vor allem gilt „erst die Pfade zu bahnen (16)", auf denen dieses weite Gebiet der forstlichen Wurzelmorphologie zielbewußt durchwandert werden kann. Wenn der Verfasser auf diesem Streifzug nicht jede Beobachtung mit der wünschenswerten Gründlichkeit und Umsicht durchführen konnte, wenn er sich oft damit begnügen mußte, die vorgefundenen Erscheinungen zu gliedern und zu ordnen, statt sie von Grund auf zu erforschen, so ist dies in dem Mangel an Zeit begründet. Der Verfasser hofft aber, sich mit der vorliegenden Abhandlung die Richtschnur und die Grundlagen für eingehendere Untersuchungen der einzelnen Holzarten geschaffen zu haben (vergl. 35).

Alle mitgeteilten Beobachtungen sprechen dafür, daß eine Wurzeltracht kein regelloses Netzwerk von Wurzelästen der verschiedensten Grade ist, sondern daß sich sein Aufbau und Ausbau in denselben geregelten Bahnen vollzieht wie das Wachstum einer Krone oder eines Stammes. Dies kann nicht oft genug betont werden. Denn diese Erkenntnis ist die Grundlage für die dringend notwendige Weiterentwicklung der forstlichen Pflanzenzucht- und Pflanzverfahren.

V.

Verzeichnis der benutzten Schriften.

1. **Fabricius, L.**, Geschichte der Naturwissenschaften in der Forstwissenschaft bis zum Jahre 1830. Stuttgart 1906.
2. **Goebel, K.**, Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Biologisches Centralblatt 1905, Nr. 3.
3. **Noll, F.**, Ueber den bestimmenden Einfluß der Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1900.
4. **Reuss, H.**, Ueber die nachteiligen Einflüsse naturwidrig-misshandelnder Pflanzmethoden auf die Bestandeszukunft, mit specieller Bezugnahme auf die Fichte. Wien.
5. **Hartig, Th.**, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen.
6. **Vater, H.**, Die Bewurzelung der Kiefer, Fichte und Buche. Tharandter Forstliches Jahrbuch 1927.
7. **Hilf, H., H.**, Wurzelstudien an Waldbäumen. Hannover, M. und H. Schaper, 1927.
8. **Liese**, Beiträge zur Kenntnis des Wurzelsystems der Kiefer. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 1926.
9. **Goebel, K.**, Die Entfaltungsbewegungen.
10. **Meyer, Horst**, Wurzelstudien an Lärchen. Deutsche Forstbeamtenzeitung 1937, Nr. 1.
11. **Nobbe, Fr.**, Beobachtungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer. Tharandter Forstliches Jahrbuch 1875.
12. **Noelle, W.**, Studien zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Koniferenwurzeln mit Rücksicht auf die Systematik. Botanische Zeitung 1910, Heft 10—12.
13. **Bary, de**, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.
14. **Büsgen, M.**, Studien über die Wurzelsysteme einiger dikotyler Holzpflanzen. Flora 1905.
15. **Flury, Ph., Dr.**, Ueber Altersbestimmung mittels Jahrringzählung. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 1924.
16. **Goebel, K.**, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen.
17. **Resa, Fr.**, Ueber die Periode der Wurzelbildung. Diss. Bonn, 1877.
18. **Büsgen, M.**, Bau und Leben unserer Waldbäume.
19. **Noll, Dr.**, Ueber eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Botanisches Centralblatt 1894, Nr. 5.

20. **Sachs, J.**, Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln.
Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg, 1874, I. Bd.

21. **Alten, H. v.**, Wurzelstudien.
Botanische Zeitung 1909, Heft 10 und 11.

22. **Schacht**, Der Baum.

23. **Vöchting**, Organbildung im Pflanzenreich.

24. **Klein, L.**, Forstbotanik.
Handbuch der Forstwissenschaften.

25. **Sorauer, P., Graebner, P.**, Handbuch der Pflanzenkrankheiten.
Band I, Die nichtparasitären Krankheiten, 5. Aufl.

26. **Prantl, K.**, Untersuchungen über die Regeneration des Vegetationspunktes an Angiospermenwurzeln.
Arbeiten des Bot. Instituts in Würzburg, I. Bd.

27. **Wagner, Adolf**. Vorlesungen über vergleichende Tier- und Pflanzenkunde.

28. **Bruck, W. F.**, Untersuchungen über den Einfluß von Aussenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln.
Zeitschrift für allgemeine Physiologie, 1903, III. Bd.

29. **Münch, E.**, Schrägpflanzung.
Tharandter Forstliches Jahrbuch 1932.

30. **Münch, E.**, Zur Verbesserung der forstlichen Arbeitsverfahren.
Forstwissenschaftliches Centralblatt 1936, S. 703.

31. **Fürst, Hermann**, Die Pflanzenzucht im Walde.
Berlin 1882.

32. **Perseke, Karl**, Formveränderungen der Wurzel in Erde und Wasser.
Diss. 1877.

33. **Klotz**, Das Levret'sche Verfahren zur Erziehung der Eichensämlinge mit vollkommener Seiten- und Haarbewurzelung.
Forstwissenschaftliches Centralblatt 1881.

34. **Alemann, Friedrich, Adolf von**, Ueber Forstkulturwesen.

35. **Hoffmann, R.**, Die Vermehrung der Pappeln durch Stecklinge.
Forstwissenschaftliches Centralblatt 1936, S. 137.

Ausser diesen im Text erwähnten Schriften wurden noch durchgesehen:

A. **Büsgen**, Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln.
Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 1901.

B. **Burkhardt**, Säen und Pflanzen.

C. **Möller**, Untersuchungen über ein- und zweijährige Kiefern.
Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 1903, S. 272.

D. **Hess, R.**, Ueber den Einfluss des Wurzelbeschnittes von Stieleichen auf das Längenwachstum.
Forstwissenschaftliches Centralblatt 1882.

E. **Jost, Ludwig**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

F. **Klebs, B.**, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung.
Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen, I. Bd.

G. **Kroemer, K.**, Wurzelhaut, Hypodermis und Epidermis der Angiospermenwurzel
Bibliotheca botanica 1903, Heft 59.

H. **Tubeuf, K. v.**, Die Haarbildungen der Coniferen.
Forstl. naturwissenschaftliche Zeitschrift 1896.

I. **Schwarz, Frank**, Die Wurzelhaare der Pflanzen.
Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen 1883.

J. **Nobbe, Fr.**, Die Wasserkultur der Pflanzen im Dienste der Forstwissenschaft.
Tharandter Forstliches Jahrbuch 1871.

K. **Manteuffel, H. E., Freiherr v.**, Die Hügelpflanzung der Laub- und Nadelhölzer.
Leipzig 1865.

L. **Brückner, E., Dr.**, Ueber die Wurzelausbildung verschiedener Holzarten in
Böden des ostpreussischen Buntsandsteingebietes.
Tharandter Forstliches Jahrbuch 1932.

VI.

Verzeichnis der Abbildungen.

Abb. 1 Drei- und vierjährige Fichten, Anflug.
Links, dreijährige Fichte, kurze Hauptwurzel, lange Seitenwurzeln.
Mitte, dreijährige Fichte, lange Hauptwurzel, kurze Seitenwurzeln.
Rechts, vierjährige Fichte, lange Hauptwurzel, kurze Seitenwurzeln, auch die an der Biegungsstelle austreibenden Seitenwurzeln sind nicht vorwüchsig.

Abb. 2 Einjährige Tannen, Anflug.
Links und rechts, Hauptwurzel kurz. Seitenwurzeln lang.
Mitte, Hauptwurzel lang, Seitenwurzeln kurz

Abb. 3 Einjährige Buchen mit und ohne Herzwurzel.

Abb. 4 Zweijährige Eichen.
Hauptwurzel mit einem von Seitenwurzeln freien Stück u. mit Herzwurzeln.

Abb. 5 Wurzeln dreijähriger Fichten, Anflug.
Links Hauptwurzel. Die durch ihre Schwere herabhängenden Seitenwurzeln 1. Ordnung zeigen an ihrer Abgangstelle deutlich, daß sie mit einem bestimmten geotropischen Grenzwinkel (ungefähr 75 Grad) in die Tiefe laufen.
Rechts, Seitenwurzel 1. Ordnung, ihre Tochterwurzeln laufen fast rechtwinkelig ab.

Abb. 6 Rechts eine Hauptwurzel der Eiche, nach einer starken Biegung in die Tiefe wachsend.
Links desgleichen mit einer Seitenwurzel 1. Ordnung.
Beide Hauptwurzeln haben die Verzweigungsart von Seitenwurzeln 1. Ordnung angenommen.

Abb. 7 Zweijährige Traubeneiche, Hauptwurzel durch Engerlingsfraß beschädigt. Ihr unterer Teil ist abgestorben und vermodert. Die Entwicklung der Seitenwurzeln wurde dadurch stark gefördert.

Abb. 8 Hauptwurzeln einjähriger Buchen. Die Wurzelspitze wurde v o r dem Austreiben der Seitenwurzeln abgeschnitten.

Abb. 9 Zweijährige Eichen. Eine normale Seitenwurzel 1. Ordnung wurde in ihrer w a c h s e n d e n Zone durchschnitten. Die neu entstehenden Tochterwurzeln schlagen die Richtung der Mutterwurzel ein.

Abb. 10 Zweijährige Buchen. Hauptwurzeln im ersten Jahr in der streckungsfähigen Zone durchschnitten, im 2. Jahr wurden die neu entstehenden Seitenwurzeln zum Teil in der streckungsfähigen Zone (links), zum Teil weiter rückwärts durchschnitten (rechts). Deshalb verlaufen die Seitenwurzeln links in der Richtung ihrer Mutterwurzel. Rechts ist ihre Richtung durch die Schnittführung nicht beeinflußt.

Abb. 11 Einjährige Traubeneiche. Eichel vor dem Keimen mit der Spitze nach oben gestellt. Keimwurzel abgestorben, einige Seitenwurzeln außerordentlich erstarkt.

Abb. 12 Zweijährige Traubeneiche. Die Hauptwurzel der vorgekeimten Eichel wurde waagrecht gelegt. Sie ist abgestorben. Alle Seitenwurzeln verlaufen gleichsinnig in die Tiefe.

Abb. 13 Zweijährige Stieleiche. Die schief nach aufwärts gelegte Keimwurzel der linken Eiche ist langsam abgestorben. Die auf ihrer Unterseite entsprungenen Seitenwurzeln sind vorwüchsig geworden. Die rechte Keimwurzel ist rasch abgestorben. Alle Seitenwurzeln sind gleichmäßig gefördert worden.

Abb. 14 Zweijährige Stieleiche. Hauptwurzel mehrmals gebogen. Sie hat sich verzweigt wie eine Seitenwurzel 1. Ordnung.

Abb. 15 Zweijährige Buche. Wurzelwerk in einen schmalen Spalt gepreßt. Ablaufwinkel der meisten Seitenwurzeln geändert, geotropischer Grenzwinkel dagegen nicht. Korrelationserscheinungen fehlen.

Abb. 16 Zweijährige verschulte Fichte. Hauptwurzel abgestorben, untere Seitenwurzeln sind sehr stark vorwüchsig geworden.

Abb. 17 Zweijährige verschulte Tannen. Haupt- und Seitenwurzeln sind durch das Versetzen nicht abgestorben.

Abb. 18 Zweijährige Kiefer. Seitenwurzeln und Hauptwurzel haben das Verpflanzen mit seinen nachteiligen Folgen gut überstanden. Die Hauptwurzel ist nach wie vor die Achse des Wurzelnetzes.

Abb. 19 Zweijährige Stieleiche. Wurzeltracht zusammengestaucht. Die Hauptwurzel ist abgestorben, die Seitenwurzeln nicht.

Abb. 20 Dreijährige, im zweiten Jahr sehr sorgfältig umgesetzte Fichte. Trotzdem sind die meisten Seitenwurzeln 1. Ordnung abgestorben.

Abb. 21 Zweijährige Traubeneiche im Frühjahr. Die Hauptwurzel ist an der durch ein weißes Band bezeichneten Stelle in eine verhärtete Bodenschicht eingewachsen.

Abb. 22 Zweijährige Traubeneiche im Herbst, aus dem gleichen Beet. Die meisten Seitenwurzeln sind abgestorben.

Abb. 23 Zweijährige Traubeneiche aus einem Levret-Beet.

Abb. 24 Einjährige Stieleiche im Herbst. Hauptwurzel in einer Spirale gewachsen.

Abb. 25 Einjährige Eiche im Herbst. Die Eichel wurde nach der Keimung mit der sie umgebenden Erde umgelagert. Die Biegung war auf das Hypokotyl ohne Einfluß. Sehr groß ist dagegen der Einfluß der zweiten Biegung.

Abb. 26 Zweijährige Buche Die Seitenwurzeln oberhalb der Fraßstelle des Engerlings haben sich stark entwickelt.

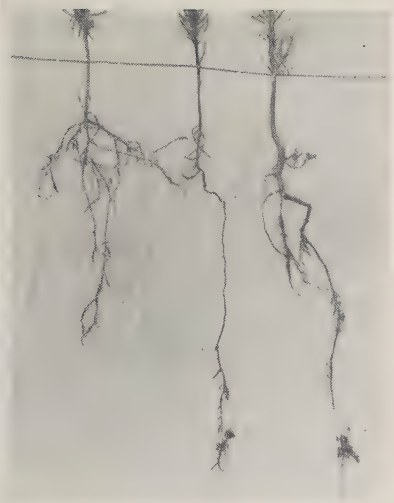

Abb. 1

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 4

Abb. 5

Abb. 6

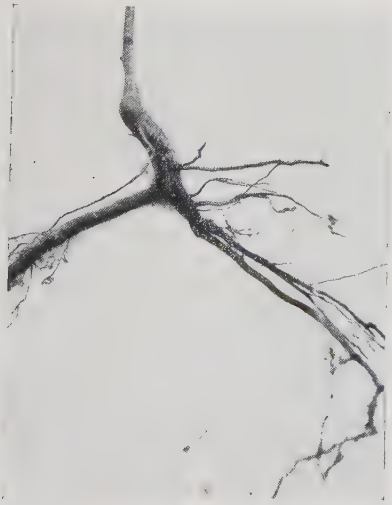

Abb. 7

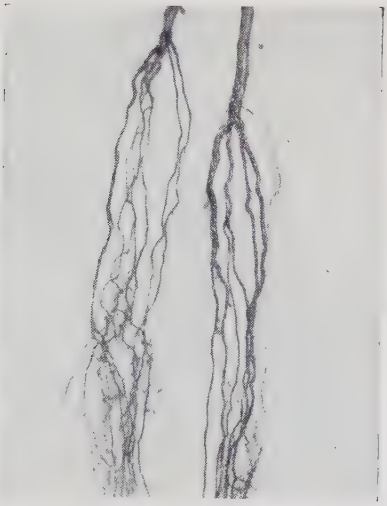

Abb. 8

Abb. 9

Abb. 10

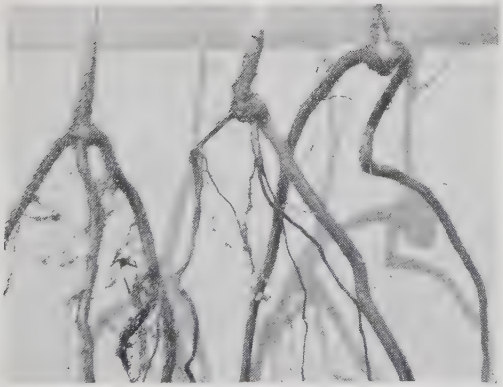

Abb. 11

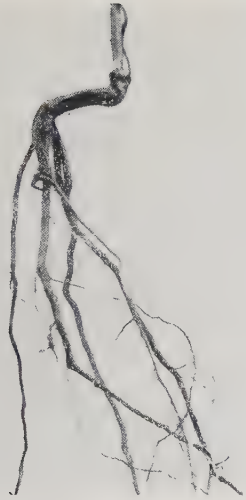

Abb. 12

Abb. 13

Abb. 14

Abb. 15

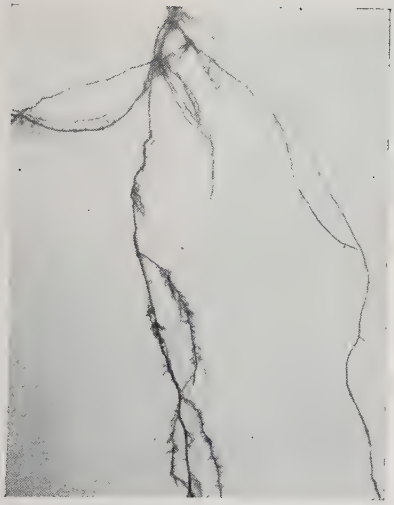

Abb. 16

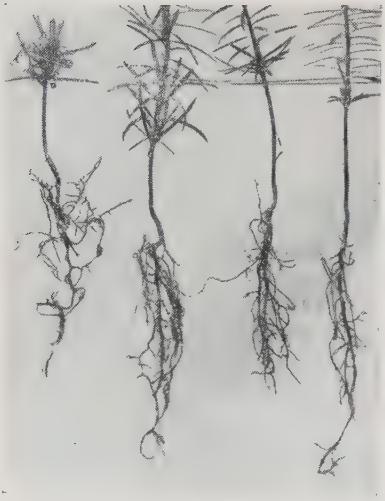

Abb. 17

Abb. 18

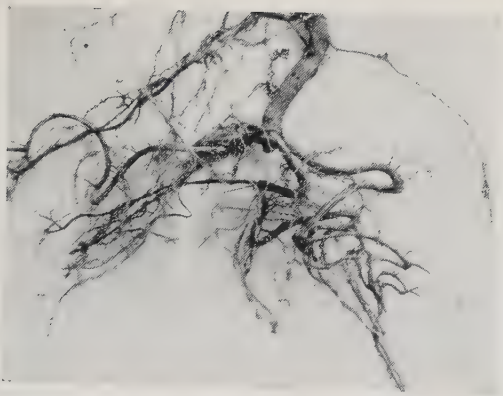

Abb. 19

Abb. 20

Abb. 21

Abb. 22

Abb. 23

Abb. 24

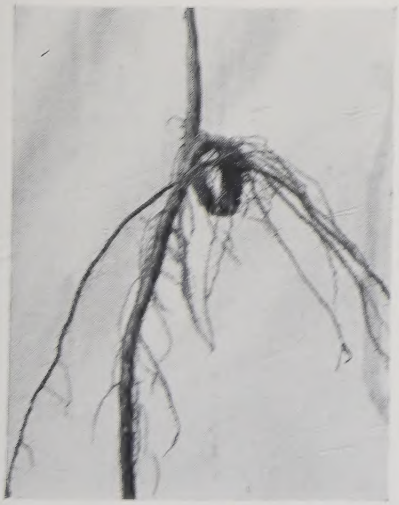

Abb. 25

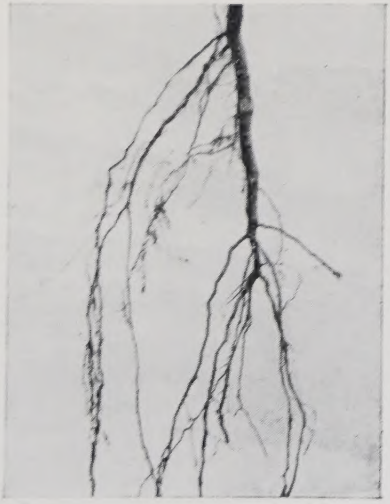

Abb. 26